
Die Populationsdynamik kanadischer Rotlachse

Population dynamics of Canadian sockeye salmon

Zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigte Dissertation von M.Sc. Christoph Klaus Schmitt aus Saarbrücken

Tag der Einreichung: 27.01.2015, Tag der Prüfung: 23.02.2015

2015 — Darmstadt — D 17

1. Gutachten: Prof. Dr. Barbara Drossel

2. Gutachten: Prof. Dr. Kay Hamacher



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DARMSTADT

Fachbereich Physik
Institut für Festkörperphysik

Die Populationsdynamik kanadischer Rotlachse
Population dynamics of Canadian sockeye salmon

Genehmigte Dissertation von M.Sc. Christoph Klaus Schmitt aus Saarbrücken

1. Gutachten: Prof. Dr. Barbara Drossel
2. Gutachten: Prof. Dr. Kay Hamacher

Tag der Einreichung: 27.01.2015

Tag der Prüfung: 23.02.2015

2015 — Darmstadt — D 17

Bitte zitieren Sie dieses Dokument als:

URN: urn:nbn:de:tuda-tuprints-44789

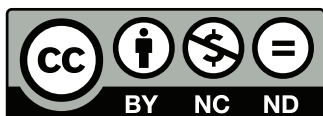
URL: <http://tuprints.ulb.tu-darmstadt.de/4478>

Dieses Dokument wird bereitgestellt von tuprints,

E-Publishing-Service der TU Darmstadt

<http://tuprints.ulb.tu-darmstadt.de>

tuprints@ulb.tu-darmstadt.de



Die Veröffentlichung steht unter folgender Creative Commons Lizenz:

Namensnennung – Keine kommerzielle Nutzung – Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/de/>

Kurzzusammenfassung

In dieser Arbeit werden verschiedene Modelle für Populationsdynamik – die zeitliche Entwicklung von Tierpopulationen – untersucht und verglichen. Zunächst wird allgemein der Einfluss verschiedener Arten von intraspezifischer Konkurrenz auf kurze Nahrungsketten betrachtet. Der Großteil der Arbeit beschäftigt sich jedoch konkret mit der Modellierung der Populationsänderungen kanadischer Rotlachse. Manche Populationen dieser Wanderfische zeigen zyklische Dominanz. Anhand mehrerer Modellvarianten wird die Hypothese bestätigt, dass diese sehr starken und konsistenten Oszillationen durch den Einfluss eines Räubers in den Brutseen verursacht werden können.

Im ersten Teil der Arbeit wird Populationsdynamik modelliert, ohne auf die Eigenschaften bestimmter Spezies einzugehen. Unter gewissen Annahmen kann man die Entwicklung von Populationen mittels gewöhnlicher Differentialgleichungen beschreiben. Hier werden vor allem Räuber-Beute-Interaktionen modelliert. Jedoch ist bekannt, dass durch Berücksichtigung von Konkurrenz innerhalb einer Spezies Modelle mit realistischeren Eigenschaften entstehen. Diese kann einerseits als Interferenzkonkurrenz modelliert werden, bei der eine hohe Populationsdichte der Räuber selbige bei der Jagd behindert. Andererseits kann die Populationsdichte beschränkt werden. Die Auswirkungen beider Ansätze auf die Dynamik von Nahrungsketten aus zwei und drei Spezies werden untersucht und verglichen. Interferenzkonkurrenz führt zu einer besser vorhersehbaren und intuitiveren Dynamik, während Dichtebeschränkungen besser zur Modellierung katastrophaler Veränderungen geeignet sind.

In den daran anschließenden Teilen der Arbeit werden die gewonnenen Erkenntnisse auf die Dynamik kanadischer Rotlachse angewandt. Christian Guill und Barbara Drossel stellten die Hypothese auf, dass die auffälligen Populationsoszillationen dieser Lachse durch Räuber-Beute-Kopplung in den Brutseen verursacht werden. Sie entwickelten ein einfaches Modell, welches diese Hypothese bestätigt. In diesem werden jedoch zwei äußerst wichtige in der Natur auftretende Faktoren vernachlässigt. Zum einen ist das Modell deterministisch, während in der Natur ständig Störungen der Dynamik auftreten. Zum anderen wird angenommen, dass der für die Oszillation verantwortliche Räuber der Rotlachse ausschließlich diese frisst.

Deshalb wird im zweiten Teil eine weitere Spezies in das Modell aufgenommen, welche mit den Rotlachsen um Nährstoffe konkurriert und dem Räuber als alternative Nahrungsquelle dient. Die durch den Räuber vermittelte indirekte Wechselwirkung erlaubt jedoch nur unter speziellen Bedingungen die Koexistenz der Rotlachse mit dem Konkurrenten. In den Brutseen leben zwar nur wenige Fischarten, jedoch gibt es in allen von ihnen Konkurrenten. Das Modell wird deshalb so angepasst, dass der Räuber in der Lage ist, sein Jagdverhalten an die Verfügbarkeit verschiedener Beutespezies anzupassen. Unter dieser Annahme ist sowohl für iteropare als auch semelpare Konkurrenten Koexistenz weit verbreitet, und trotz vorhandener Konkurrenten kann zyklische Dominanz vorliegen. Ihr Auftreten wird durch gute Wachstumsbedingungen im See und einen starken Räuber begünstigt.

Thema des dritten Teils sind stochastische Modelle. Zuerst werden die Effekte zufälliger Störungen auf die Modelldynamik quantifiziert. Danach werden an Hand von Kenngrößen für die Konsistenz und Stärke der zyklischen Dominanz Modellzeitreihen mit Messdaten verglichen. Es zeigt sich, dass die real auftretenden Wertepaare vom Modell reproduziert werden können. Auch im stochastischen Modell bestätigt sich, dass konsistente starke Oszillationen vor allem bei guten Wachstumsbedingungen und starker Kopplung an einen Räuber auftreten.

Abstract

In this thesis several models of population dynamics – the development of animal populations over time – are analyzed and compared. First the effects of different kinds of intraspecific competition on short food chains are investigated. But most of the thesis deals with the modeling the changes of Canadian sockeye salmon populations. Some populations of this anadromous migrating fish exhibit cyclic dominance. By means of multiple model versions the hypothesis that these very strong and consistent oscillations are caused by the influence of a predator in the nursery lakes is confirmed.

In the first part of the thesis population dynamics are modeled without taking the attributes of particular species into account. The dynamics of populations that can be approximately considered to be homogenous in space and in their attributes can be described with ordinary differential equations. Here especially predator-prey interactions are modeled. Allowing for competition among members of a species is useful in developing more realistic models. It can either be implemented as interference competition, meaning that a high population density impedes foraging, or as a limit to the population density of the species. The effects of each approach on the dynamics of food chains of two and three species were explored and compared. Interference competition leads to more predictable and intuitive dynamics, while density limits are useful for modeling catastrophic transitions.

In the subsequent parts of the thesis the findings are applied to the dynamics of Canadian sockeye salmon. Christian Guill and Barbara Drossel assumed that the remarkable population oscillations of these salmon are caused by predator-prey interaction in their nursery lakes. They developed a simple model which confirms this hypothesis. However, their model neglects two very important elements. It is deterministic, while in nature the dynamics are constantly disturbed by random external factors. Also it is assumed that the predator causing the oscillation feeds exclusively on the young sockeye salmon.

In the second part an additional species is introduced into their model of sockeye salmon population dynamics. It competes with the salmon for nutrition and serves as an alternative food source for the predator. The indirect interaction mediated by the predator only allows coexistence of sockeye and the competitor under very specific circumstances. While relatively few fish species live in the nursery lakes, all of the lakes do contain competitors. Therefore the model is adjusted so that the predator can change its foraging behaviour according to the availability of different prey species. Under this assumption coexistence is generic for iteroparous as well as semelparous competitors, and cyclic dominance can occur in the presence of a competitor. Good growth conditions in the lake and a strong predator promote oscillations.

Stochastic models are the topic of the third part. First the effects of random perturbations on the model dynamics are quantified. Then model and measured data are compared by means of two derived values that characterize the consistency and strength of cyclic dominance. It is shown that the model can reproduce the value pairs found in nature. The stochastic model confirms that strong consistent oscillations occur mostly in the presence of good growth conditions and strong coupling to a predator.

Inhaltsverzeichnis

1	Überblick und Motivation	5
2	Modellierung von Nahrungsnetzen	9
2.1	Grundlagen	9
2.2	Funktionelle Antworten	12
2.3	Allometrische Skalierung	13
2.4	Adaptives Jagdverhalten	13
3	Überblick über nichtlineare Dynamik	15
3.1	Systeme gewöhnlicher Differentialgleichungen	15
3.1.1	Attraktoren	16
3.1.2	Bifurkationen	18
3.2	Abbildungen	23
4	Dynamik von Nahrungsketten mit unterschiedlichen Konkurrenztermen	25
4.1	Nahrungskette aus Zwei Spezies	26
4.1.1	Rosenzweig-MacArthur	26
4.1.2	Beddington-De Angelis	27
4.1.3	Dichtebeschränkung	29
4.1.4	Vergleich	31
4.2	Nahrungskette aus Drei Spezies	32
4.2.1	Rosenzweig MacArthur	33
4.2.2	Beddington de Angelis	34
4.2.3	Dichtebeschränkung	35
4.2.4	Vergleich	39
4.3	Diskussion	40
5	Modellierung der Populationsdynamik von Rotlachsen	43
5.1	Biologie der Rotlachse	43
5.2	Das Guill-Drossel-Modell	45
5.2.1	Modellbeschreibung	45
5.2.2	Dynamik des Modells	47
5.2.3	Ökologische Interpretation	48
5.3	Vereinfachung des Modells auf zwei Spezies	50
5.4	Fischereiszenarien	53
6	Erweiterung des Nahrungsnetzes	55
6.1	Modell ohne adaptives Jagdverhalten	56
6.1.1	Modellbeschreibung	56
6.1.2	Dynamik	58
6.1.3	Modellvarianten	62



6.2	Modell mit adaptivem Jagdverhalten	64
6.2.1	Modellbeschreibung	64
6.2.2	Dynamik mit iteroparem Konkurrenten	67
6.2.3	Dynamik mit semelparem Konkurrenten	68
6.3	Diskussion	70
7	Auswirkungen stochastischer Einflüsse	73
7.1	Auswirkungen stochastischer Störungen	73
7.1.1	Modell mit stochastischen Störungen	74
7.1.2	Dynamik mit stochastischen Störungen	76
7.2	Zeitreihenanalyse durch Wavelettransformation	81
7.2.1	Modell	82
7.2.2	Analysemethode	84
7.2.3	Ergebnisse	85
7.3	Diskussion	90
8	Fazit	95
9	Bibliography	99

1 Überblick und Motivation

Viele ungelöste Fragen in der Biologie und vor allem in der Populationsdynamik werden durch die Interaktionen verschiedener Tierarten miteinander und mit ihrer Umwelt aufgeworfen. Diese Wechselwirkungen sind jedoch äußerst vielfältig und jede einzelne kann bereits hochkomplex sein. Dies macht es oft schwierig, Phänomene der Populationsdynamik rein durch Beobachtung der Natur zu erklären. Oft ist es sinnvoll zunächst durch Modellierung nur einiger weniger Interaktionen herauszufinden, welche von diesen überhaupt für die Erklärung des betrachteten Phänomens relevant sind.

In dieser Arbeit wird dieser Ansatz auf die zyklische Dominanz kanadischer Rotlachse (*oncorhynchus nerka*) angewendet. Ein Überblick über die biologischen Eigenschaften dieser Fische wird in Pauley et al. (1989) und in Cohen (2012) gegeben. In manchen Populationen dieser auch als Sockeyelachse bekannten Wanderfische wird seit Jahrzehnten aufgezeichnet, dass die Zahl der laichenden Tiere in jedem vierten Jahr mehrere Größenordnungen über der in den schwächsten Jahrgängen liegt. Das Phänomen der zyklischen Dominanz ist jedoch schon im 19. Jahrhundert gut belegt (Ricker 1950; Rounsefell et al. 1938), und schriftliche Erwähnungen des Phänomens reichen bis ins Jahr 1793 zurück (Ward et al. 1964). Speziell wird in dieser Arbeit überprüft, ob Räuber-Beute Interaktionen in den Brutseen der Rotlachse die zyklische Dominanz erzeugen können. Dazu werden aus der Physik bekannte Werkzeuge wie gewöhnliche Differentialgleichungen, Bifurkationsanalyse und Computersimulationen eingesetzt.

In den letzten Jahren gingen die Rotlachsahlen im Fraser River deutlich zurück. Die Gründe dafür wurden von einem Ausschuss untersucht, welcher einen ausführlichen Abschlussbericht mit dem Titel “The Uncertain Future of Fraser River Sockeye” (Cohen 2012) veröffentlicht hat. Dieser dient auch als Quelle für die in diesem Absatz angeführten Fakten. Die zyklische Dominanz zu verstehen ist ein wichtiger Schritt auf dem Weg zu effizienter und nachhaltiger Lachsfischerei. Die Rotlachse sind ein wichtiger Teil der Fischereiindustrie in British Columbia, Kanada, und Alaska, USA (Pauley et al. 1989). Auch für die Sportfischerei (und den zugehörigen Tourismus) sind sie ein beliebtes Ziel. Für die kanadischen Ureinwohner sind sie außerdem kulturell von enormer Wichtigkeit. Die Sockeyelachse sind jedoch auch ökologisch höchst relevant (Levi et al. 2012). Durch ihre Wanderung aus dem Meer ins Landesinnere und ihren Tod nach dem Laichen werden große Mengen von Nährstoffen transportiert, welche für das Ökosystem wichtig sind (Gende et al. 2002; Hume et al. 2005). Es ist daher ganz besonders wünschenswert die wandernden Lachsarten zu erhalten. Wegen der wirtschaftlichen Relevanz der Lachsfischerei wird jedoch auch nach höheren und weniger komplexen Fangquoten verlangt.

Ein besseres Verständnis der Populationsdynamik der Rotlachse würde es erleichtern, diese beiden Ziele miteinander zu vereinbaren. Fragen, wie zum Beispiel ob es nötig ist, schwächere Jahrgänge zu schonen, und wie viel von den starken Jahrgängen abgefischt werden kann ohne langfristig die Population zu gefährden, wären dadurch leichter zu beantworten. Der Rückgang der Rotlachsahlen macht es um so dringender, die Ursachen für die Besonderheiten ihrer Populationsdynamik zu verstehen. Ein weiterer Grund die zyklische Dominanz zu untersuchen, der vielleicht vor allem Wissenschaftler ansprechen mag, ist, dass Populationsoszillationen dieser Stärke, Regelmäßigkeit und Langlebigkeit in der Natur soweit mir bekannt ist fast einzigartig sind. Allein schon deswegen sind die Rotlachse ein interessantes Forschungsobjekt.

Es gibt bereits diverse Versuche, die zyklische Dominanz der Rotlachse zu erklären. Levy et al. (1992) waren der Meinung, dass genetische Effekte oder übermäßige Befischung schwacher Jahrgänge die Beobachtungen erklären können. Sie kommen zu diesem Ergebnis, da die Oszillationen verschiedener Populationen nicht in Phase sind. Die Ursache ist also auf der Ebene einzelner Populationen zu suchen. Genetische Effekte erscheinen als Ursache jedoch nicht plausibel, da die verschiedenen Laichjahrgänge sich mit jeder Generation ein wenig durchmischen. Überfischung schwacher Jahrgänge wird von Cass et al. (1994) ausgeschlossen, unter anderem da schon lange vor Beginn der industriellen Fischerei Zyklen beobachtet wurden (Ward et al. 1964). Ein Effekt, der zyklische Dominanz zumindest teilweise erklären kann, ist die stochastische Anregung einer Vierjahresoszillation, unter anderem beschrieben von Myers et al. (1998) und White et al. (2014). Jedoch zeigt sich, dass stochastische Anregung allein nur äußerst selten so langlebige Oszillationen verursachen kann wie sie in einigen Populationen beobachtet werden.

Die in dieser Arbeit untersuchte mögliche Ursache – die Räuber-Beute-Interaktion in den Brutseen – ist der Klasse der “delayed density dependence” zuzuordnen, ist also eine verzögerte Dichteabhängigkeit. Dies umfasst beliebige dichteabhängige Effekte auf spätere Jahrgänge. Von Myers et al. (1997) wird untersucht, ob in den vorhandenen Daten eine solche Dichteabhängigkeit festgestellt werden kann. Sie können zwar einen Effekt auf den folgenden Jahrgang feststellen, jedoch genügt dieser laut ihnen nicht, um die beobachteten Oszillationen zu erklären.

Schon Ward et al. (1964), Larkin (1971) und Levy et al. (1992) zogen Räuber als Ursache der zyklischen Dominanz in Betracht, jedoch nicht als verzögerte Dichteabhängigkeit. Sie schlugen stattdessen vor, dass kleinere Populationen durch Räuber prozentual stärker betroffen seien als große. Dies würde jedoch eher zur Ausrottung der schwachen Jahrgänge als zu einem stabil niedrigen Populationsniveau führen (Myers et al. 1995). Die meiner Meinung nach plausibelste Erklärung ist eine Kombination von verzögerter Dichteabhängigkeit durch Räuber-Beute-Interaktion mit stochastischen Effekten.

Diese Arbeit baut auf der von Christian Guill und anderen auf (Guill et al. 2011a; Guill 2010). Von diesen wurde ein Modell entwickelt, welches den Lebenszyklus der Rotlachse und die als Ursache postulierte Räuber-Beute Interaktion in möglichst einfacher Weise wiedergibt. Dies führt zu einer Populationsdynamik, welche in vieler Hinsicht der in der Natur beobachteten verblüffend ähnelt. Jedoch werden einige wichtige in der Natur auftretende Faktoren dabei vernachlässigt. Dieses Modell wurde von mir tiefergehend untersucht und weiterentwickelt. Insbesondere wurden der Einfluss von Rauschen und von einer konkurrierenden Fischart betrachtet.

Eine weitere wichtige Inspirationsquelle war ein Artikel von White et al. (2014). In diesem wird ein Modell aufgestellt, welches nur Zufall und den Lebenszyklus der Rotlachse beinhaltet. Es wird gezeigt, dass dies bereits Zeitreihen erzeugen kann, welche im Hinblick auf zyklische Dominanz ähnliche Eigenschaften wie die in der Natur beobachteten aufweisen. Um die Dynamik konsistent oszillierender Populationen zu reproduzieren sind jedoch sehr spezielle Abfolgen von Zufallsereignissen nötig. Die von White et al. (2014) eingeführten Messgrößen für Konsistenz und Stärke zyklischer Dominanz in einer Zeitreihe wurden auf das in dieser Arbeit benutzte Modell angewendet, und es zeigt sich, dass dieses vor allem Zeitreihen mit konsistenter zyklischer Dominanz wesentlich besser wiedergibt.

Hinführend auf diese Ergebnisse werden zunächst die Grundlagen der Modellierung von Nahrungsnetzen vorgestellt sowie ein Überblick über relevante Phänomene der nichtlinearen Dynamik gegeben.

Darauf aufbauend werden Ergebnisse zur Dynamik von Nahrungsketten bei unterschiedlicher Modellierung der Konkurrenz innerhalb einer Spezies vorgestellt. Es werden die Unterschiede und Parallelen von Interferenzkonkurrenz durch eine funktionelle Antwort nach Beddington-De Angelis und von Dichtebeschränkung durch eine lineare Respirationsrate herausgearbeitet. Es zeigt sich, dass Interferenzkonkurrenz zu einer vorhersehbareren und intuitiveren Dynamik führt, während Dichtebeschränkungen besser zur Modellierung katastrophaler Übergänge geeignet sind.

Anschließend wird eine kurze Einführung in die Biologie der Rotlachse gegeben und das grundlegende in dieser Arbeit verwendete Modell vorgestellt. Außerdem werden die Ergebnisse von Guill et al. (2011a) und verschiedenen anderen Arbeiten zusammengefasst. Das Modell bildet die Populationsdynamik in den Brutseen mittels gewöhnlicher Differentialgleichungen ab. Die Biomassendichte der Junglachse wächst durch Aufnahme von Zooplankton. Sie sinkt, wenn diese vom Räuber gefressen werden, wodurch wiederum die Biomassendichte der Räuberspezies steigt. Die Lachse verlassen den See in Richtung Meer, der Räuber verbleibt im See, und die darauf folgenden Lachsjahrgänge spüren die Auswirkungen einer besonders hohen oder niedrigen Räuberichte.

Im Alter von vier oder selten fünf Jahren kehren die Lachse zum Laichen zurück. Die Dichte der frisch geschlüpften Junglachse hängt von der Dichte ab, die ihre Eltern als Junglachse aufbauen konnten. Auswirkungen ihrer Zeit im Meer werden vernachlässigt. Bei gewissen Modellparametern entsteht eine durch den Räuber getriebene Oszillation mit einer Periode von vier Jahren, was ungefähr der Generationslänge der Rotlachse entspricht. Sowohl durch Räuber getriebene Oszillationen (Lotka 1925; Volterra 1926; Rosenzweig et al. 1963), als auch Zyklen deren Periode der Generationslänge der betrachteten Art entspricht (Gurney et al. 1985; Murdoch et al. 2002) sind bekannt. Neu ist jedoch die Kombination, da Räuber-Beute Oszillationen normalerweise mehrere Generationen überspannen.

Danach werden die Auswirkungen einer konkurrierenden Spezies im Brutsee untersucht. Diese beeinflusst einerseits durch den Verbrauch der selben Nahrung die jungen Rotlachse. Andererseits dient sie auch dem Räuber als Nahrung. Dies wird häufig als “apparent competition”, also scheinbare Konkurrenz, bezeichnet (Holt 1977). Vor allem dieser Effekt schwächt die Wechselwirkung des Räubers mit den Rotlachsen, und macht dadurch das Auftreten zyklischer Dominanz seltener. Durch Einführung einer weiteren Spezies wird das Modell außerdem wesentlich komplexer. So muss zum Beispiel berücksichtigt werden, dass der Räuber sich möglicherweise beim Versiegen einer der beiden Nahrungsquellen eher auf die andere konzentriert. Ein Konkurrent der Rotlachse welcher auf der Hand liegt sind die Kokaneelachse (Sebastian et al. 2003). Diese gehören ebenfalls zur Spezies der Rotlachse, wandern jedoch nicht und bleiben bis zu ihrem Tod in den Seen. Sie ernähren sich genau wie die jungen Rotlachse von Zooplankton, und vor allem die Kokanee-Jungfische sind von denen der Rotlachse kaum zu unterscheiden. Daher wird der Lebenszyklus der Kokaneelachse in einer Modellvariante besonders berücksichtigt.

Weiterhin wird der Einfluss verschiedener stochastischer Störungen des Rotlachs-Lebenszyklus betrachtet. Natürlich führen diese zu Schwankungen in der Populationsdynamik. Deren Stärke wurde in Abhängigkeit von der Stärke der Störungen untersucht. Außerdem kommt es ab einer gewissen Rauschstärke zu Phasensprüngen in der Oszillation. Die charakteristische Vierjahresoszillation ist jedoch noch bis zu sehr starkem Rauschen vorhanden. Danach werden die verauschten Zeitreihen auf ihre Ähnlichkeit mit in der Natur auftretenden untersucht. Dazu wird die Methode von White et al. (2014) verwendet. Mittels Waveletanalyse werden Größen bestimmt, die die Konsistenz und die Stärke der Vierjahresoszillation beschreiben. Es wird gezeigt,

dass im Modell über einen großen Parameterbereich Zeitreihen möglich sind, die die natürlich auftretenden Werte dieser Messgrößen reproduzieren.

Abschließend werden die Ergebnisse zusammengefasst und ökologische Schlussfolgerungen gezogen. Es zeigt sich, dass eine Kombination von Räuber-Beute-Interaktion und stochastischen Störungen gut in der Lage ist, die reale Populationsdynamik zu reproduzieren.

2 Modellierung von Nahrungsnetzen

Nahrungsnetze bestehen aus einer Menge von Spezies, welche sich gegenseitig fressen. Hierbei sind sowohl die Definitionen von “Spezies” als auch von “fressen” relativ offen und hängen stark vom Zweck des Modells ab. Es können mehrere biologische Arten gruppiert werden, wenn ihre Ernährungsgewohnheiten und ihre Fressfeinde hinreichend ähnlich sind. Wenn sich die Ernährung einer Tierart mit dem Alter ändert, kann es auch sinnvoll sein, verschiedene Entwicklungsstadien der Art im Nahrungsnetz als mehrere Spezies darzustellen (zum Beispiel Raupe und Schmetterling). Spezies sind hier also als Gruppe von bezüglich ihrer Ernährung und ihrer Fressfeinde äquivalenten Tieren zu sehen. Manchmal werden sogar unbelebte Ressourcen wie Mineralstoffe oder Sonnenlicht mit ins Nahrungsnetz aufgenommen. Mit “fressen” ist gemeint, dass Biomasse von einer Spezies zu einer anderen übergeht. Bei Pflanzenfressern überlebt das Opfer oft den Biomassentransfer, bei Fleischfressern geschieht er jedoch meist durch Töten und Verschlingen der Beute.

Es gibt viele Ansätze zur Modellierung von Nahrungsnetzen. Ein Überblick wird in Drossel et al. (2005) gegeben. Beispielsweise können Nahrungsnetze statisch betrachtet werden, also als zeitlich konstante Beschreibung von Arten und Interaktionen. Dies ist oft bei Messdaten der Fall: Es wird nachgesehen, welche Spezies zu einem bestimmten Zeitpunkt in einem Ökosystem vorhanden sind und wie sie interagieren. Dies allein liefert schon wertvolle Informationen. Da es in dieser Arbeit darum geht, Populationsschwankungen zu erklären, ist hier jedoch vor allem der dynamische Ansatz relevant, bei dem die zeitliche Änderung der Häufigkeit von Arten beschrieben wird.

In diesem Kapitel wird zunächst allgemein erklärt, wie Populationsdynamik mit Hilfe gewöhnlicher Differentialgleichungen dargestellt werden kann. Es wird auch auf die dazu nötigen Annahmen und Idealisierungen eingegangen. Danach werden Techniken vorgestellt, mit denen gewisse in der Natur auftretende Effekte in ein solches Modell eingebaut werden können. Zunächst werden einige sogenannte “funktionelle Antworten” eingeführt, die die Abhängigkeit der Fressrate von der Häufigkeit der Beute und anderen Faktoren beschreiben. Danach wird auf allometrische Skalierung eingegangen. Die Eigenschaften von Spezies folgen gewissen körpermassenabhängigen Trends. Diese Erkenntnis lässt sich verwenden, um sinnvolle Schätzungen für viele Modellparameter aufzustellen. Anschließend wird erklärt, wie adaptives Jagdverhalten modelliert werden kann, also die Anpassung eines Räubers an die aktuellen Gegebenheiten.

2.1 Grundlagen

Zunächst muss festgelegt werden, wie die Häufigkeit einer Art beschrieben werden soll. Im Folgenden geschieht dies immer durch ihre Biomassendichte. Diese ist definiert als das Gesamtgewicht aller in einem Gebiet vorhandenen Individuen einer Art, geteilt durch die Fläche des Gebiets. In diesem Kapitel wird nicht näher auf die Maßeinheiten der Modellparameter eingegangen. Alle Größen werden hier als einheitenlos angenommen, da diese für die mathematische Betrachtung nicht relevant sind. Zum besseren Verständnis lohnt es sich jedoch, kurz über sie nachzudenken. Außerdem sollte man im Hinterkopf zu behalten, dass nicht Individuendichten sondern Biomassendichten verwendet werden.

Wie sich die Biomassendichten mit der Zeit t verändern, hängt davon ab, wieviel Beute und wieviel Fressfeinde vorhanden sind. Diese zeitliche Änderung kann durch gewöhnliche Differentialgleichungen beschrieben werden (für eine kurze Einführung in Differentialgleichungen siehe Abschnitt 3.1). Für zwei Spezies, eine Beute mit Biomassendichte $H(t)$ und einen Räuber mit $P(t)$, sieht dies im Allgemeinen so aus:

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= \phi(H) - f(H, P)P \\ \frac{dP}{dt} &= n(H, P)P - g(P)P.\end{aligned}\tag{2.1}$$

Die Beutedichte wächst mit der Rate $\phi(H)$, indem sie Biomasse aus Quellen aufnimmt, welche nicht Teil der Differentialgleichungen sind. Dies können zum Beispiel Kohlenstoffdioxid und Sonnenlicht sein. Die einfachste Möglichkeit, die Funktion ϕ festzulegen, ist exponentielles Wachstum, also $\phi(H) = rH$, mit der Wachstumsrate r . Der Räuber dagegen wächst nicht von allein, sondern verliert mit der Zeit an Biomasse, zum Beispiel durch Ausstoß von Kohlenstoffdioxid und Exkrementen. Eine Abhängigkeit der Respirations- und Sterberate von der Räuberichte ist denkbar. Aber auch hier ist exponentieller Zerfall die einfachste Variante, also $g(P) = d$, mit der Respirationsrate d . Die Funktionen f und n beschreiben den Biomassentransfer von der Beute zum Räuber. Da der Räuber die Beute normalerweise nicht vollständig verdauen kann ist $n < f$. Oft wird vereinfachend $n = \lambda f$ verwendet, mit der ökologischen Effizienz λ . Diese beschreibt, welchen Anteil der aufgenommenen Biomasse der Räuber im Durchschnitt nutzen kann. Für pflanzliche Nahrung kann man von $\lambda = 0.45$, für tierische von $\lambda = 0.85$ ausgehen (Yodzis et al. 1992).

Es bleibt nur noch f zu definieren. Diese Funktion wird als funktionelle Antwort bezeichnet. Hier ist es am einfachsten, davon auszugehen, dass die Wahrscheinlichkeit ein Beuteindividuum zu finden und zu erlegen linear mit der Beutedichte ansteigt und nicht von der Räuberichte abhängt. Dies führt zur Definition $f(H, P) = aHP$. Wie in Gleichung 2.1 beschrieben wird f danach noch mit der Räuberichte multipliziert, die funktionelle Antwort ist also als Fressrate pro Einheit Räuberichte zu sehen. Setzt man all dies in die obigen Gleichungen ein, so entsprechen sie denen des Lotka-Volterra-Modells (Lotka 1925; Volterra 1926):

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= rH - aHP \\ \frac{dP}{dt} &= \lambda aHP - dP.\end{aligned}\tag{2.2}$$

Dieses war das erste veröffentlichte auf Differentialgleichungen basierende Modell für Räuber-Beute-Dynamik. Es hat jedoch einige höchst unnatürliche Eigenschaften. Das wichtigste Problem ist, dass die Beute in Abwesenheit eines Räubers exponentiell zu immer höherer Dichte anwächst. Dies ist in der Natur allein schon aufgrund von Platzmangel unmöglich. Das Problem lässt sich durch Verwendung einer anderen Wachstumsrate beheben. Eine populäre Variante ist das sogenannte logistische Wachstum:

$$\phi(H) = rH\left(1 - \frac{H}{K}\right).\tag{2.3}$$

Mit diesem wächst die Beute – sofern kein Räuber vorhanden ist – genau bis zur Dichte K heran. Ist $H \ll K$, so ist das Wachstum näherungsweise exponentiell, für höhere Dichte sinkt die Wachstumsrate. Wird auf irgendeinem Weg eine Dichte höher als K erreicht, so wird sie auf das Niveau K absinken. In dieser Arbeit wird von logistischem Wachstum ausgegangen. Es beschreibt ein Szenario, in dem von einer gewissen lebensnotwendigen Ressource, wie zum Beispiel Nahrung, Mineralstoffe oder Nistplätze, gerade genug vorhanden ist, um eine Populationsdichte K zu ermöglichen. K wird im folgenden oft als das Nährstoffniveau des Systems bezeichnet.

Auch die lineare funktionelle Antwort ist eine Schwäche des Lotka-Volterra-Modells. Alternativen zu dieser werden im nächsten Abschnitt vorgestellt.

Das bisherige Zweispeziesmodell kann relativ einfach auf beliebig viele Spezies N_i erweitert werden. \vec{N} steht für den Vektor aller Biomassendichten N_i . Statt der Gleichungen 2.1 wird die Änderung jeder Spezies N_i durch folgende Gleichung beschrieben:

$$\frac{dN_i}{dt} = \phi_i(\vec{N}) + \lambda \sum_k f_{ik}(\vec{N}) N_k - \sum_q f_{qi}(\vec{N}) N_q - g_i(\vec{N}) N_i. \quad (2.4)$$

Jede Art hat nun ihre eigene Wachstumsrate ϕ_i . Für Räuber ist diese normalerweise null. Nur Arten, welche keine Beute haben, sogenannte Basalarten, wachsen von alleine. Der Biomassenzuwachs beziehungsweise -verlust durch Prädation errechnet sich durch Aufsummieren der Gewinne von jeder Beute und Verluste an jede der Räuberspezies. Jeder Räuber frisst normalerweise nur einige andere Arten, viele der funktionellen Antworten f_{ij} von Räuber i auf Beute j sind also gleich null. Räuber verlieren außerdem Biomasse mit ihrer Respirationsrate g_i . Für Basalarten ist diese null. Meist ist die Form der Funktionen ϕ_i , f_{ij} und g_i jeweils für alle Arten gleich und sie unterscheiden sich nur in ihren Parametern.

Es ist wichtig, sich über die Annahmen und Idealisierungen im Klaren zu sein, die für die hier geschilderte Beschreibung der Populationsdynamik nötig sind. Die Gesamtheit einer Art im Nahrungsnetz wird durch eine einzige Zahl, ihre Biomassendichte, und einen einzigen Satz von Parametern beschrieben. Damit vernachlässigen wir, dass die verschiedenen Individuen einer Art leicht unterschiedliche Eigenschaften haben. Tatsächlich wird sogar das Vorhandensein einzelner Individuen komplett vernachlässigt. Außerdem ignorieren wir jede Ortsabhängigkeit. Die Gleichungen beschreiben eine Spezies also als gleichmäßig im Raum verteilten Einheitsbrei. Das muss nicht unbedingt schlecht sein: Sind das betrachtete Gebiet und die Individuenzahl relativ groß und die Unterschiede zwischen den Individuen klein, so ist diese Beschreibung durchaus adäquat. Es ist auch möglich, Modelle aufzustellen, die jedes Individuum einzeln darstellen, oder die jeder Art eine gewisse Verteilung im Raum und ein Spektrum von Eigenschaften zuweisen. Dies erhöht die Komplexität der Modelle jedoch erheblich und ist im Kontext dieser Arbeit nicht notwendig.

Eine weitere Vereinfachung ist, dass alle verwendeten Funktionen außer den Biomassen selbst zeitunabhängig sind. In der Realität sind metabolische Raten zum Beispiel temperaturabhängig, und die Temperatur ändert sich mit der Zeit. Auch eine Zeitabhängigkeit der Funktionen oder Parameter würde die Komplexität deutlich erhöhen und wird hier nicht benötigt.

2.2 Funktionelle Antworten

Wie bereits erwähnt ist die einfachste Möglichkeit der funktionellen Antwort ein lineares Anwachsen mit der Beutedichte:

$$f(H, P) = aH. \quad (2.5)$$

Der Einfachheit halber wird hier wieder die Beutedichte mit H , die Räuberichte mit P bezeichnet. Für die Variante mit beliebig vielen Spezies sind sie mit N_i und N_j zu ersetzen. Um diese funktionelle Antwort zu erhalten wird angenommen, dass die Wahrscheinlichkeit, dass ein Beuteindividuum und ein Räuberindividuum sich treffen, linear mit beiden Dichten ansteigt. Treffen sie sich, so wird die Beute mit konstanter Wahrscheinlichkeit erlegt. Beide Wahrscheinlichkeiten zusammen bilden die Beutegreifrate a .

Nun werden die in dieser Arbeit verwendeten funktionellen Antworten vorgestellt. Etwas realistischer als die lineare ist die Holling Typ 2 funktionelle Antwort (Holling 1959):

$$f(H, P) = \frac{aH}{1 + ahH} \quad \text{beziehungsweise} \quad f_{ij}(\vec{N}) = \frac{a_{ij}N_j}{1 + \sum_k a_{ik}h_{ik}N_k}. \quad (2.6)$$

Bei dieser wird angenommen, dass der Räuber nicht 100% seiner wachen Zeit mit der Suche nach Beute verbringt. Es wird eine gewisse Zeit h benötigt, um die gefundene Beute zu erlegen, zu verzehren und zu verdauen. Dies führt dazu, dass bei hohen Beutedichten die Fressrate nicht mehr linear mit der Beutedichte zunimmt, sondern asymptotisch auf den Sättigungswert $1/h$ zuläuft. Die Wachstumsrate des Räubers ist nun also beschränkt, aber die funktionelle Antwort hängt nicht von der Räuberichte ab. Räuberpopulationen wachsen also immer noch exponentiell, solange viel Beute vorhanden ist.

Führt man einen weiteren Zeitverlust c für die Interaktion zwischen Räubern ein, so erhält man die Beddington-De Angelis funktionelle Antwort (Beddington 1975; De Angelis 1975), welche die experimentellen Daten noch besser beschreibt (Skalski et al. 2001):

$$f(H, P) = \frac{aH}{1 + haH + cP} \quad \text{beziehungsweise} \quad f_{ij}(\vec{N}) = \frac{a_{ij}N_j}{1 + \sum_k h_{ik}a_{ik}N_k + c_iN_i}. \quad (2.7)$$

In dieser Variante werden nur Interaktionen zwischen Räubern der gleichen Art berücksichtigt. Dies können zum Beispiel Revierkämpfe oder Paarung sein. Berücksichtigung von Konkurrenz erschwert das Anwachsen der Räuber zu extrem hohen Biomassendichten. Dies macht einen durch übermäßige Prädation verursachten Zusammenbruch der Beutepopulation unwahrscheinlicher.

Es ist auch möglich, Konkurrenz zwischen den Räubern außerhalb der funktionellen Antwort zu berücksichtigen, zum Beispiel als Erhöhung der Sterberate bei hohen Populationsdichten. Wird dies als lineares Anwachsen modelliert, so ergibt sich eine zum logistischen Wachstum analoge Situation: Die Biomassendichte des Räubers kann nicht mehr auf natürliche Weise über ein gewisses Niveau steigen, genau wie dies bereits bei der Beute der Fall ist. Die Unterschiede zwischen diesen Konkurrenzvarianten werden in Kapitel 4 beleuchtet.

2.3 Allometrische Skalierung

Bisher wurde noch nichts darüber gesagt, wie den Modellparametern konkrete Werte zugewiesen werden können. Die Respirationsrate d ist nur für wenige Arten bekannt, da sie schwierig zu messen ist. Sie hängt von der Aktivität des Tiers, der Temperatur und dem untersuchten Individuum ab. Sie wird oft durch den CO_2 -Ausstoß bestimmt, welcher sich kaum in freier Wildbahn messen lässt. Daher ist selbst dann, wenn Raten bestimmt wurden, nicht bekannt, wie gut diese mit der durchschnittlichen Respirationsrate der Art in der Wildnis übereinstimmen. Interaktionsraten zwischen Arten, Handhabungszeiten und Konkurrenzparameter sind noch wesentlich schwieriger zu messen. Wachstumsraten und Biomassendichten von Basalarten wie Pflanzen oder Phytoplankton lassen sich einfacher bestimmen, zum Beispiel durch Wiegen der Pflanzen oder Bestimmung des Chlorophyllgehalts im Wasser. Jedoch werden als Modellparameter für das logistische Wachstum die nur theoretisch möglichen Maximalwerte benötigt, welche in der Natur nicht vorkommen. Daher muss man normalerweise alle Modellparameter schätzen.

In den gemessenen metabolischen Raten und Interaktionsparametern zeigen sich gewisse Trends mit der Körpermasse m (Kleiber 1932; Brown et al. 2004). Schwerere Tiere verbrauchen zwar insgesamt mehr Energie, der Bedarf pro Gramm Biomasse sinkt jedoch. Dies wirkt sich sowohl auf die Respirationsrate d als auch auf die maximale Rate $1/h$, mit der Nahrung verdaut werden kann, aus. Auch die maximale Wachstumsrate r vieler Basalarten folgt dadurch diesem Trend. Tatsächlich wurde sogar eine einfache Beziehung zwischen d und $1/h$ gefunden: Für wechselwarme Wirbeltiere wie zum Beispiel Fische – welche in den späteren Modellen betrachtet werden – kann man $1/h \approx 3.9d$ annehmen (Yodzis et al. 1992). Aus theoretischen Überlegungen ergibt sich $d \sim m^{-0.25}$ (Brown et al. 2004; West et al. 1997; Banavar et al. 1999). Dies wird gut durch Messdaten bestätigt (Savage et al. 2004), andere Daten – und andere theoretische Überlegungen – lassen jedoch auch andere Schlüsse zu (Kolokotronis et al. 2010; Rall et al. 2012; Kalinkat et al. 2013). Beispielsweise kann die Handhabungszeit sich auch mit dem Körpermassenverhältnis zwischen Räuber und Beute ändern. In dieser Arbeit wird dennoch größtenteils die Variante $d \sim m^{-0.25}$, $r \sim m^{-0.25}$ und $1/h \approx 3.9d$ verwendet, da sie sowohl etabliert als auch einfach ist. Außerdem sind die Raten wie bereits erwähnt eigentlich auch temperaturabhängig, was hier vernachlässigt wird.

Für die Interaktionsrate a in der funktionellen Antwort gibt es ähnliche Ansätze. Die einfache und etablierte Variante ist hier $a \sim m^{0.75}$ (Yodzis et al. 1992). Bei der Interaktionsrate ist das Größenverhältnis zwischen Räuber und Beute jedoch sehr wichtig, da es selten möglich ist, ein gesundes größeres Tier alleine zu überwältigen und zu fressen. Wesentlich kleinere Tiere sind ebenfalls schwer zu jagen, da sie sich leicht verstecken oder entkommen können und außerdem nur wenig Nahrung liefern. Daher gibt es ein bevorzugtes Körpermassenverhältnis zwischen Räuber und Beute. In komplexeren Ansätzen für a wird daher die Körpermasse beider Interaktionspartner berücksichtigt, zum Beispiel bei Aljetlawi et al. (2004), Rall et al. (2012) und Kalinkat et al. (2013). Diese werden an dieser Stelle jedoch nicht näher erläutert.

2.4 Adaptives Jagdverhalten

Bisher wurde nicht weiter auf Räuber mit mehreren Beutespezies eingegangen. In den Gleichungen mit beliebig vielen Arten wurde jedoch implizit angenommen, dass der Räuber alle Arten von Beute gleichzeitig jagen kann. Es kann aber auch vorkommen, dass die Beutespezies

sich an verschiedenen Orten im betrachteten Gebiet aufhalten oder unterschiedliche Jagdstrategien erfordern. Um dies zu modellieren können Parameter v_{ij} eingeführt werden, die mit der funktionellen Antwort f_{ij} multipliziert werden. Sie geben an, welchen Anteil seiner Jagdzeit der Räuber i für die Beute j aufwendet. Erfordert jede Beute ein anderes Jagdverhalten so gilt $\sum_j v_{ij} = 1$, da der Räuber insgesamt nur so viel Zeit aufwenden kann wie er hat.

Die Faktoren v_{ij} können auf konstante Werte gesetzt werden. Jedoch ist es auch möglich, eine dynamische Anpassung des Jagdverhaltens an die aktuellen Gegebenheiten zu modellieren. Dazu muss das Differentialgleichungssystem um die Änderung der v_{ij} erweitert werden. Ein Ansatz dazu ist die Replikatorgleichung (Kondoh 2003):

$$\frac{dv_{ij}}{dt} = \kappa_i v_{ij} \left(\frac{\partial G_i}{\partial v_{ij}} - \sum_k v_{ik} \frac{\partial G_i}{\partial v_{ik}} \right), \quad (2.8)$$

wobei G_i die Gesamtwachstumsrate des Räubers ist, also $G_i = \lambda \sum_j f_{ij}(\vec{N}) N_i$. Durch diese Gleichung werden die v_{ij} in Richtung der höchsten Steigerung der Wachstumsrate angepasst, wobei die Bedingung $\sum_j v_{ij} = 1$ eingehalten wird. Der einzige Parameter ist hierbei die Anpassungsrate κ_i .

Je nach Wert von κ werden unterschiedliche Anpassungsmechanismen beschrieben. Geschieht die Anpassung wesentlich schneller als die Generationslänge einer Spezies, so werden fast instantan mögliche Verhaltensänderungen dargestellt. Benötigt eine deutliche Veränderung der v_{ij} mehrere Generationen, so ist sie eher als genetische oder evolutionäre Anpassung zu sehen. Lernprozesse können durch mittlere Werte von κ beschrieben werden.

Adaptives Jagdverhalten hat in dem Sinne einen stabilisierenden Effekt auf Nahrungsnetze, dass es das Aussterben von Spezies erschwert (Heckmann et al. 2012). Sinkt die Biomassendichte einer Beute sehr stark ab, so wird sie für Räuber unrentabel und sie verwenden weniger Zeit auf die Jagd nach ihr. Vor allem bei schnellen Anpassungsraten kann dies den Rückgang der Beutespezies stoppen und das Aussterben verhindern.

Zwar sieht es auf dem Papier recht einfach aus, jedoch erhöht adaptives Jagdverhalten die Modellkomplexität deutlich: Für jede Räuber-Beute-Interaktion muss eine weitere Differentialgleichung in das System aufgenommen werden. Dies macht selbst bei relativ kleinen Systemen analytische Betrachtungen unpraktikabel und führt beim numerischen Lösen der Gleichungen zu einer wesentlich längeren Rechenzeit. Außerdem entstehen durch die Anpassung der Räuber indirekte Interaktionen zwischen den verschiedenen Beutespezies, was die Dynamik wesentlich komplexer machen kann (Abrams 2010). Da aber viele Arten ihr Jagdverhalten dynamisch ändern (Stephens 1986) ist es manchmal notwendig, adaptives Jagdverhalten zu berücksichtigen.

3 Überblick über nichtlineare Dynamik

Zum Verständnis der Arbeit sind grundlegende Kenntnisse über nichtlineare Dynamik unverzichtbar. In Kapitel 4 wird auf die Unterschiede in der Dynamik eingegangen, die durch verschiedene Arten der Konkurrenz innerhalb einer Spezies erzeugt werden. Dazu sollte man einen Überblick über die verschiedenen dynamischen Muster in Systemen von gewöhnlichen Differentialgleichungen haben und viele der in ihnen auftretenden Bifurkationen kennen. Auch zum Verständnis des in den darauf folgenden Kapiteln behandelten Modells für die Populationsdynamik der Rotlachse ist Wissen über gewöhnliche Differentialgleichungen hilfreich. Wesentlich wichtiger ist hier jedoch die Dynamik diskreter Abbildungen. Zum Verständnis der Lachsmodelle werden weniger mathematische Kenntnisse als für das Kapitel über die allgemeine Dynamik von Nahrungsketten benötigt.

Eine ausführliche mathematische Behandlung kontinuierlicher Dynamik findet man z.B. in Kusnetsov 2004. So tief muss man zum Verstehen der vorliegenden Dissertation jedoch nicht in das Thema einsteigen. Daher wird im Folgenden das nötige Handwerkszeug kurz zusammengefasst. Hierbei wird weniger Wert auf die mathematische Exaktheit als auf ein qualitatives Verständnis der dynamischen Phänomene gelegt.

3.1 Systeme gewöhnlicher Differentialgleichungen

Gewöhnliche Differentialgleichungen, oft abgekürzt als ODE (ordinary differential equation), spezifizieren die Ableitung einer unbekannten Funktion $f(t)$ in Abhängigkeit von der Funktion selbst und von ihrer Variablen t :

$$\frac{df(t)}{dt} = g(f(t), t). \quad (3.1)$$

Wichtig ist bei gewöhnlichen Differentialgleichungen, dass f nur von einer einzelnen Variablen t abhängt, und dass keine explizite Abhängigkeit vom Funktionswert zu früheren Zeiten vorkommt. Multivariate Funktionen können durch partielle Differentialgleichungen beschrieben werden, während Differentialgleichungen mit Zeitverschiebung als retardierte Differentialgleichungen bezeichnet werden. Beide sind in vieler Hinsicht komplizierter als gewöhnliche Differentialgleichungen und werden hier nicht weiter behandelt. Unproblematisch ist dagegen eine Verallgemeinerung zu einem Differentialgleichungssystem. Dabei werden n Funktionen betrachtet, welche alle von der selben Variable t abhängen. Ihre Ableitungen können von t und von den Werten aller betrachteten Funktionen abhängen. Es ist also eine Kopplung der Funktionen möglich, wodurch die Gleichungen im Allgemeinen nicht mehr getrennt gelöst werden können sondern nur alle gemeinsam. Hier wird eine Notation mit Vektorpfeilen benutzt, wobei sich Vektoren als Elemente des R^n verstehen, also $\vec{f}(t) = (f_1(t), f_2(t), \dots, f_n(t))^T$. Damit lässt sich ein ODE-System so notieren:

$$\frac{d\vec{f}(t)}{dt} = \vec{g}(\vec{f}(t), t). \quad (3.2)$$

Hierbei kann jede Komponente von \vec{g} beliebig von t und von allen Komponenten von \vec{f} abhängen.

Hat man nun ein solches Differentialgleichungssystem definiert, ist man üblicherweise an seiner Lösung $\vec{f}(t)$ interessiert. Zunächst stellt sich aber die Frage, ob eine solche Lösung überhaupt existiert, eindeutig ist, und was für Eigenschaften sie hat. Die mathematisch korrekten Antworten auf diese Fragen sind in Lehrbüchern über Differentialgleichungen zu finden, beispielsweise bei Heuser (2009). Bei physikalischen Anwendungen ist \vec{g} oft glatt, also beliebig oft differenzierbar. In diesem Fall existiert normalerweise eine eindeutige Lösung, welche ebenfalls glatt ist. Eindeutig heißt hier nicht, dass nur eine Funktion die Gleichungen löst, sondern dass zu jedem Anfangswert $\vec{f}(t_0) = \vec{f}_0$ (mit beliebigem t_0 und \vec{f}_0) genau eine Funktion existiert, welche sowohl die Anfangswertgleichung als auch die Differentialgleichungen erfüllt. Dass eine solche Lösungsfunktion existiert und eindeutig ist, heißt jedoch nicht unbedingt, dass sie analytisch bestimmt werden kann. Oft lässt sie sich nur näherungsweise numerisch berechnen.

In dieser Arbeit sind nur ODE-Systeme ohne explizite Zeitabhängigkeit, sogenannte homogene Systeme, relevant. Daher wird im Folgenden angenommen, dass \vec{g} nicht direkt von t abhängt sondern nur von $\vec{f}(t)$. Dies hat zur Folge, dass Lösungen mit unterschiedlichen Startzeiten einfach nur in der Zeit verschoben sind. Wenn also $\vec{f}_1(t)$ das ODE-System löst und die Startbedingung $\vec{f}_1(0) = \vec{f}_0$ erfüllt, so löst $\vec{f}_2(t) = \vec{f}_1(t + t_0)$ ebenfalls das ODE-System und erfüllt die Startbedingung $\vec{f}_2(t_0) = \vec{f}_0$. Man kann die Zeitachse also immer so verschieben, dass der Startzeitpunkt bei null liegt. Die Lösung hängt danach nicht mehr vom Startzeitpunkt t_0 ab, sondern nur noch vom Startpunkt \vec{f}_0 . Systeme mit dieser Eigenschaft werden auch als dynamische Systeme bezeichnet. $\vec{f}(t)$ wird Bahn oder Trajektorie genannt. Eine wichtige Eigenschaft von Bahnen in dynamischen Systemen ist, dass sie sich nicht schneiden. Für jeden Punkt im Zustandsraum ist die zeitliche Entwicklung festgelegt, und zwar sowohl für die Zukunft, als auch die Entwicklung rückwärts in der Zeit. Zwei Bahnen, die den selben Punkt enthalten, müssen daher gleich sein.

Im nächsten Unterkapitel wird ein Überblick über das mögliche Langzeitverhalten von Lösungen dynamischer Systeme gegeben, die sogenannten Attraktoren. Nach sehr langer Zeit läuft die Trajektorie normalerweise auf einen Attraktor zu, welcher z.B. ein Fixpunkt oder Grenzzyklus sein kann. Im Allgemeinen existieren mehrere mögliche Attraktoren und es hängt von den Anfangswerten ab welches Langzeitverhalten sich letztendlich einstellt. In den darauf folgenden Unterkapiteln wird die Abhängigkeit dieser Attraktoren von Parametern des ODE-Systems behandelt. Bei der Variation von Parametern können Attraktoren ihren Typ ändern, beispielsweise können Fixpunkte instabil werden und dabei einen stabilen Grenzzyklus erzeugen. Es können auch sozusagen aus dem Nichts neue Attraktoren entstehen. All dies ist jedoch nicht für beliebige Attraktoren möglich; nur bestimmte Kombinationen können gemeinsam auftauchen oder sich ineinander umwandeln. Diese Übergänge werden als Bifurkationen bezeichnet.

3.1.1 Attraktoren

Bei vielen dynamischen Systemen konvergiert die Lösung für große Zeiten gegen einen Punkt im Zustandsraum oder eine sich regelmäßig wiederholende Bahn. Es sind jedoch auch noch andere Arten von Langzeitverhalten möglich. Zunächst wird auf den einfachsten Fall eingegangen, bei dem die Lösungsfunktion konstant wird, es nach langer Zeit also immer weniger Ände-

runge mit der Zeit gibt. Diese sogenannten Fixpunkte lassen sich durch Nullsetzen der Ableitung bestimmen, also:

$$\vec{g}(\vec{f}_{\text{fix}}) = 0. \quad (3.3)$$

Startet man auf dem Fixpunkt, so wird die Lösung diesen niemals verlassen. Andererseits kann der Fixpunkt auch nicht Teil einer anderen Bahn sein, da Bahnen sich nicht schneiden. Jedoch können Bahnen dem Fixpunkt beliebig nahe kommen. Nicht jeder Fixpunkt ist jedoch auch ein Attraktor. Dass die Ableitungen am Fixpunkt null werden bedeutet zunächst nur, dass eine Lösung, welche auf dem Fixpunkt startet, auch für alle Zeiten dort bleibt, nicht jedoch, dass Trajektorien für lange Zeiten in den Fixpunkt laufen. An dieser Stelle ist es hilfreich, die stabile und die instabile Mannigfaltigkeit eines Fixpunkts zu definieren. Diese sind Mengen im Zustandsraum. Die stabile Mannigfaltigkeit enthält alle Punkte, deren Bahn gegen den Fixpunkt konvergiert. Sie stellt so etwas wie den Einzugsbereich des Fixpunkts dar. Die instabile Mannigfaltigkeit erhält man, indem man in der Definition der stabilen Mannigfaltigkeit die Zeitrichtung umkehrt. Sie enthält alle Punkte, deren Bahn gegen den Fixpunkt konvergieren würde, wenn die Zeit rückwärts liefe. Salopp gesagt sind dies die Bahnen, die aus dem Fixpunkt herauslaufen. Ein Fixpunkt kann als stabiler Fixpunkt oder Attraktor bezeichnet werden, wenn die stabile Mannigfaltigkeit ein nichtverschwindendes Volumen hat.

Die stabile Mannigfaltigkeit lässt sich jedoch nicht unbedingt bestimmen. Um die Stabilität eines Fixpunkts zu bestimmen wird daher wenn möglich auf die lineare Stabilitätsanalyse zurückgegriffen. Dabei wird die Funktion g um den Fixpunkt linearisiert, es wird also ihre Ableitung betrachtet. Das geht natürlich nur, wenn g differenzierbar ist. In dieser Arbeit ist dies immer der Fall. Durch die Linearisierung lässt sich für Punkte, welche infinitesimal nah am Fixpunkt liegen, beantworten, ob die Zeitentwicklung auf den Fixpunkt zu oder von ihm weg läuft. Dazu werden die Eigenwerte der Jacobimatrix von g betrachtet. Ist der Realteil eines Eigenwerts kleiner als null, so wird die Abweichung vom Fixpunkt in Richtung des zugehörigen Eigenvektors mit der Zeit verkürzt. Ist der Realteil größer 0, so wird der Abstand mit der Zeit größer. Wenn es eine instabile Richtung gibt, hat ein beliebiger Punkt im allgemeinen auch eine nichtverschwindende Komponente in dieser Richtung. Für spezielle Punkte ist diese Komponente zwar null, jedoch verschwindet das Volumen dieser Punktmenge. Der betrachtete Fixpunkt ist also nur stabil, wenn der Realteil aller Eigenwerte der Jacobimatrix kleiner als null ist. Fixpunkte, die sowohl Eigenwerte mit positivem Realteil als auch Eigenwerte mit negativem Realteil besitzen werden Sattel genannt, Fixpunkte bei denen das Vorzeichen des Realteils aller Eigenwerte gleich ist werden als Knoten bezeichnet.

Eine weitere wichtige Klasse von Attraktoren sind in sich geschlossene Bahnen, sogenannte Grenzzyklen. Diese können nur in Systemen mit Dimension zwei oder höher auftreten. Startet man an irgend einem Punkt des Grenzzyklus, so wird die gesamte Bahn durchlaufen und kehrt nach einer festen Zeit, der Periode des Grenzzyklus, wieder zum selben Punkt zurück. Genau wie bei Fixpunkten kann eine Trajektorie, welche nicht auf dem Grenzzyklus startet, diesen nie erreichen, sich ihm jedoch beliebig dicht annähern. Gibt es ein Volumen von Startwerten, für welche sich die Trajektorie dem Grenzzyklus nach langer Zeit immer weiter annähert, ist der Zyklus stabil, sonst instabil. Allerdings ist dies wesentlich schwerer analytisch festzustellen als bei Fixpunkten, da nicht nur ein Punkt betrachtet werden muss, sondern der ganze Grenzzyklus. Auch Grenzzyklen analytisch zu finden ist sehr schwierig. Dies kann problematisch sein, da bei numerischer Lösung des Differentialgleichungssystems für bestimmte Startwerte nur die

stabilen Grenzzyklen gefunden werden können, und auch dies nur wenn der Einzugsbereich des Attraktors groß genug ist. Es gibt auch numerische Methoden um instabile Grenzzyklen zu bestimmen, jedoch gehen diese über das bloße Finden einer Lösung des ODE-Systems hinaus.

Eine weitere interessante Eigenschaft von Grenzzyklen, die speziell in Systemen mit zwei Gleichungen (zweidimensionalen Systemen) auftritt, ist, dass Grenzzyklen den Zustandsraum in zwei Bereiche aufteilen. Trajektorien schneiden sich nicht, und somit kann eine Bahn, die außerhalb des Grenzzyklus startet, niemals das Innere erreichen und umgekehrt. Es ist dabei unerheblich, ob der Grenzzyklus stabil oder instabil ist. Dadurch können auch instabile Zyklen großen Einfluss auf die Dynamik eines Systems haben. Auch die stabile und instabile Mannigfaltigkeit von Fixpunkten können nicht gekreuzt werden. Selbst wenn sie linienförmig sind, also kein Volumen besitzen, können sie den direkten Weg zwischen zwei Punkten im Zustandsraum versperren. Da sie normalerweise nicht geschlossen sind verhindern sie meist nicht das Erreichen eines Bereichs im Zustandsraum, jedoch haben auch sie oft einen großen Einfluss auf die Dynamik.

Außerdem gibt es sogenannte merkwürdige Attraktoren. Sie treten bei chaotischer Dynamik auf. Bahnen, die auf dem Attraktor starten, bleiben auch auf ihm, jedoch laufen die Bahnen benachbarter Startpunkte sehr schnell auseinander. Merkwürdige Attraktoren sind oft fraktale Objekte. Chaos kann erst in Systemen mit Dimension drei oder mehr auftreten. Chaotische Attraktoren spielen in dieser Arbeit nur eine untergeordnete Rolle, weshalb hier nicht weiter auf sie eingegangen wird.

3.1.2 Bifurkationen

In dynamischen Systemen können Parameter vorkommen. Diese sind nicht Teil des Zustandsraums und sind zeitlich konstant, beeinflussen jedoch die Dynamik. Die plötzliche Änderung der in einem System vorhandenen Fixpunkte oder Grenzzyklen beziehungsweise ihrer Stabilität bei Veränderung eines oder mehrerer Parameter wird als Bifurkation bezeichnet. Es ist wichtig, sich bei der Betrachtung von Bifurkationen des Unterschieds zwischen Zustandsraum und Parameterraum bewusst zu sein. Im Folgenden werden die in dieser Arbeit vorkommenden Bifurkationen aufgelistet und ihre Auswirkungen beschrieben. Eine mathematische Betrachtung würde hier zu weit führen und kann beispielsweise bei Kusnetsov (2004) nachgelesen werden.

Bifurkationen mit Kodimension eins

Zunächst betrachten wir die Bifurkationen der Kodimension eins. Dies bedeutet, dass bei Veränderung eines Parameters an einem bestimmten Schwellwert eine qualitative Änderung der Dynamik auftritt. Werden zwei Parameter gleichzeitig verändert, so zeigen sich Bifurkationen der Kodimension eins als Linien im zweidimensionalen Parameterraum. Auf der einen Seite der Linie ist die Dynamik des Systems anders als auf der anderen. Bei der Beschreibung der Bifurkationen werden nur die an ihr beteiligten Objekte erwähnt. Es können noch weitere Attraktoren existieren, die keine Verbindung mit der betrachteten Bifurkation haben.

Die *Hopf*bifurkation ist für diese Arbeit mit am wichtigsten. Es gibt sie in zwei Varianten, superkritisch und subkritisch. Beide sind in Abbildung 3.1 dargestellt. Bei der superkritischen Hopfbifurkation gibt es vor der Bifurkation einen stabilen Fixpunkt. Bei der Bifurkation wird dieser instabil, und es entsteht ein stabiler Grenzzyklus. Dieser hat zunächst infinitesimalen Ra-

dius, mit zunehmender Entfernung von der Bifurkation wird er größer. Die subkritische Hopfbifurkation verwandelt einen instabilen Fixpunkt in einen stabilen Fixpunkt und einen instabilen Grenzzyklus. Bei beiden Varianten entsteht also ein Grenzzyklus, nur die Stabilität ist umgekehrt. Ein wichtiger Unterschied ist, dass bei der superkritischen Variante auf beiden Seiten der Bifurkation ein stabiles Objekt existiert, bei der subkritischen nur auf einer Seite. Wenn also eine subkritische Hopfbifurkation vom stabilen Fixpunkt zum instabilen Fixpunkt durchlaufen wird, springt die Dynamik aus der Nähe des ehemals stabilen Fixpunkts zu einem entfernten Attraktor. Bei der superkritischen Variante hingegen bleiben Trajektorien, die sich im Einzugsbereich des stabilen Fixpunkts befanden, zumindest zunächst in dessen Nähe. Daher gehört die subkritische Hopfbifurkation zu den sogenannten katastrophalen Übergängen.

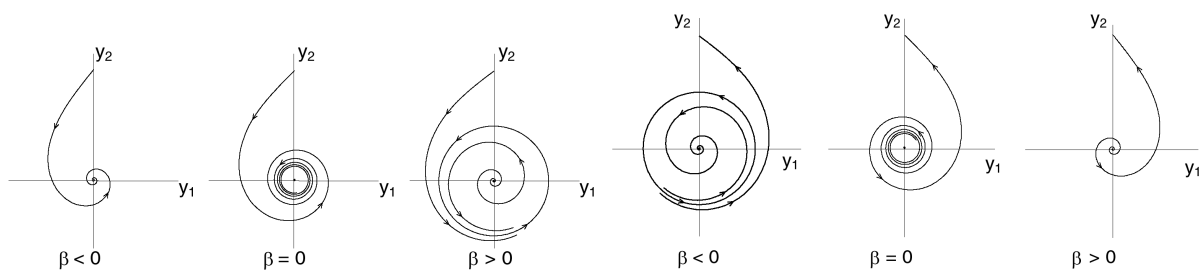


Abbildung 3.1: Superkritische und subkritische Hopfbifurkation in der Ebene (Kusnetsov 2004). β ist der Bifurkationsparameter.

Eine weitere Bifurkation, welche zu plötzlichen Veränderungen in der Dynamik führen kann, ist die *Sattelknotenbifurkation*. Sie ist in Abbildung 3.2 dargestellt. Bei ihr entsteht oder verschwindet ein Paar von Fixpunkten – ein Knoten und ein Sattel. Der Knoten kann stabil oder instabil sein. Ist er stabil, so existiert nach der Bifurkation ein Attraktor, welcher vor ihr nicht da war. Wird die Bifurkation in umgekehrter Richtung durchlaufen, verschwindet er ersatzlos.

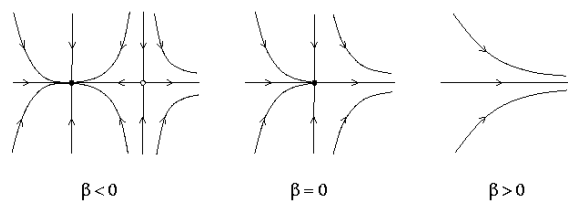


Abbildung 3.2: Sattelknotenbifurkation in der Ebene, in der Variante mit stabilem Knoten (Kusnetsov 2004). β ist der Bifurkationsparameter.

In Differentialgleichungssystemen, welche Populationsdynamik beschreiben, tritt oft auch die *transkritische Bifurkation* auf. Bei dieser treffen sich zwei Fixpunkte und tauschen ihre Stabilität. Danach laufen sie wieder auseinander. Am Beispiel eines Systems aus der Populationsdynamik sieht dies so aus: Hat eine Spezies nicht genug Nahrung, um zu überleben, so existieren meist zwei Fixpunkte: Ein stabiler, bei dem die Biomasse der betrachteten Spezies null ist, und ein instabiler (und ökologisch nicht sinnvoller), bei dem ihre Biomasse negativ ist. Wird das Nahrungsangebot erhöht so steigt die Biomasse am instabilen Fixpunkt bis auf null an, er trifft den stabilen Fixpunkt, und beim Erreichen positiver Biomasse ersetzt der vormals instabile Fixpunkt den mit Biomasse null als Attraktor des Systems. Die betrachtete Spezies kann nun überleben.

Alle bisher genannten Bifurkationen gehören zu den lokalen Bifurkationen. Dies bedeutet, dass ihre Auswirkungen zumindest in unmittelbarer Nähe der Bifurkation auf einen infinitesimalen Bereich des Zustandsraums beschränkt sind. In endlicher Entfernung von der Stelle, an welcher sich die Bifurkation abspielt, tritt erst bei weiterer Erhöhung des Bifurkationsparameters eine Veränderung auf. Eine nichtlokale Bifurkation ist die *Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen*. Bei der Sattelknotenbifurkation kann statt einem Paar von Fixpunkten auch ein Paar von Grenzzyklen entstehen. Diese haben von Beginn an eine endliche Ausdehnung, ihre Entstehung ist damit kein lokales Ereignis. Wird in dieser Arbeit einfach nur von einer Sattelknotenbifurkation gesprochen, so ist die Sattelknotenbifurkation von Fixpunkten gemeint. Geht es um Grenzzyklen, so wird dies immer explizit erwähnt.

Eine weitere nichtlokale Bifurkation ist die *homokline Bifurkation*. Bei dieser stoßen ein Grenzzyklus und ein Sattel zusammen. Dabei verschwindet der Grenzzyklus. Auch hier entsteht oder verschwindet plötzlich ein ausgedehntes Objekt im Zustandsraum. Der homoklinen Bifurkation ähnlich ist die *Infinite Period Bifurkation* (siehe Abbildung 3.3). Bei dieser ereignet sich auf einem Grenzzyklus eine Sattelknotenbifurkation, wodurch der Grenzzyklus zerstört wird. Der Name kommt daher, dass vor der Bifurkation die Oszillation in der Umgebung des entstehenden Fixpunktpaars immer langsamer wird, die Periode geht gegen Unendlich.

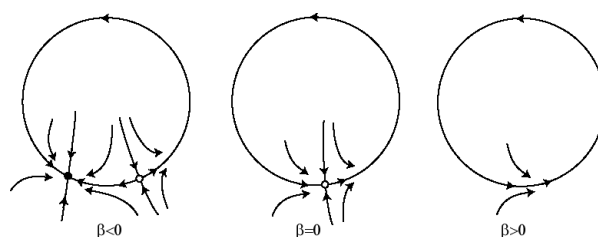


Abbildung 3.3: Infinite Period Bifurkation (Kuznetsov 2006). In der abgebildeten Reihenfolge entsteht ein Grenzzyklus aus einem verbundenen Paar von Fixpunkten. β ist der Bifurkationsparameter.

Schließlich gibt es noch die Periodenverdopplung. Nach dieser wird ein bereits vorhandener Grenzzyklus zweimal hintereinander auf leicht veränderten Bahnen durchlaufen. Es bildet sich also ein längerer, komplexerer Grenzzyklus, und der ursprüngliche wird instabil. Häufig treten viele dieser Periodenverdopplungen nacheinander auf, der Attraktor wird dabei immer komplexer und wird schließlich zum chaotischen Attraktor.

Bifurkationen mit Kodimension zwei

Bifurkationen der Kodimension eins treten in einem eindimensionalen Parameterraum als Punkt auf, in einem zweidimensionalen als Linie. Die Dimension der Menge der Bifurkationspunkte im Parameterraum ist also um eins kleiner als die des Parameterraums selbst. Bei Bifurkationen mit Kodimension zwei ist sie um zwei kleiner. Diese treten also auch im zweidimensionalen Parameterraum nur als Punkt auf. Bei Variation nur eines Parameters ist es extrem unwahrscheinlich sie zu finden. Üblicherweise entspringen in Bifurkationen der Kodimension zwei mehrere Bifurkationslinien mit Kodimension eins. Diese können entweder an einem weiteren Bifurkationspunkt enden, oder bis ins Unendliche weiterlaufen.

Das wohl einfachste Beispiel hierfür ist die *Cusp Bifurkation*, in welcher zwei Sattelknotenbifurkationen entspringen. Die Linien der Sattelknotenbifurkationen laufen dabei immer spitz zusammen, was der Bifurkation ihren Namen verleiht. Der Parameterraum um den Bifurkationspunkt wird in zwei Bereiche geteilt, einen mit einem Fixpunkt und einen mit drei Fixpunkten. Zur Veranschaulichung ist Abbildung 3.4 hilfreich.

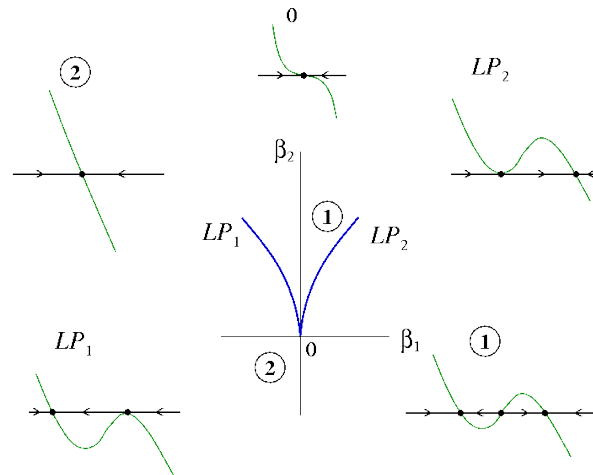


Abbildung 3.4: Cusp Bifurkation in einer Dimension (Kusnetsov 2004). Die Ableitung ist in grün dargestellt, die Achse ist der Zustandsraum. In der Mitte ist der Parameterraum dargestellt. Startet man in dem Bereich (2) mit einem Fixpunkt und übertritt die Linie LP_1 , so entstehen zwei neue Fixpunkte, ein stabiler und ein instabiler. Es gibt nun drei Fixpunkte. Übertritt man nun die andere Sattelknotenlinie, so werden zwei dieser Fixpunkte vernichtet. Überraschenderweise sind dies jedoch nicht die beiden, welche auf der ersten Linie entstanden sind, sondern einer von diesen vernichtet den Fixpunkt, der schon ursprünglich da war. Die beiden Sattelknotenlinien sind also tatsächlich unterschiedlich. Es gibt nun wieder nur noch einen Fixpunkt. Vollzieht man die Umkreisung des Bifurkationspunktes weiter zum Startpunkt, so rückt der noch existierende Fixpunkt wieder an die Stelle des ursprünglichen.

Eine weitere relativ einfache Bifurkation der Kodimension zwei ist die *verallgemeinerte Hopf-bifurkation* oder *Bautin Bifurkation* (siehe Abbildung 3.5). Bei dieser wechselt eine Hopfbifurkation von der superkritischen zur subkritischen Variante. Außerdem entspringt tangential zur Hopflinie eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen. Der Parameterraum wird in drei Bereiche unterteilt. In einem gibt es nur einen stabilen Fixpunkt. Im nächsten einen instabilen Fixpunkt und stabilen Grenzzyklus. Und im dritten wieder einen stabilen Fixpunkt und zusätzlich zu dem stabilen Grenzzyklus entsteht ein instabiler.

Komplizierter ist die *Bogdanov-Takens-Bifurkation*. Bei dieser enden eine Hopfbifurkation und eine homokline Bifurkation auf einer Sattelknotenbifurkationslinie, wodurch der Parameter- raum in vier Bereiche mit unterschiedlicher Dynamik geteilt wird. Diese sind in Abbildung 3.6 gezeigt und beschrieben.

Die letzte in dieser Arbeit vorkommende Bifurkation ist die *Zero Hopf Bifurkation*. Bei dieser berührt eine Hopfbifurkationslinie tangential eine Sattelknotenbifurkationslinie.

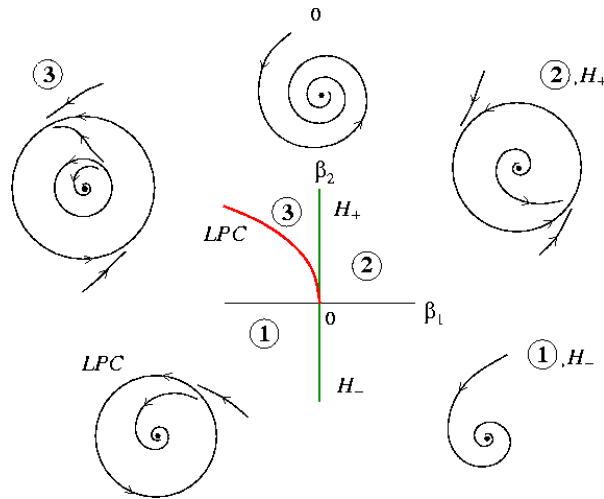


Abbildung 3.5: Verallgemeinerte Hopfbifurkation (Kusnetsov 2004). In Bereich (1) gibt es nur einen stabilen Fixpunkt. Wird die superkritische Hopflinie H_- überschritten, gelangt man in Bereich (2) mit instabilem Fixpunkt und stabilem Grenzzyklus. Nun läuft man weiter über die subkritische Hopflinie H_+ , der Fixpunkt wird wieder stabil, und zusätzlich zu dem stabilen Grenzzyklus entsteht ein instabiler (Bereich 3). Die beiden Grenzzyklen werden durch die Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen LPC vernichtet, übrig bleibt wieder ein stabiler Fixpunkt.

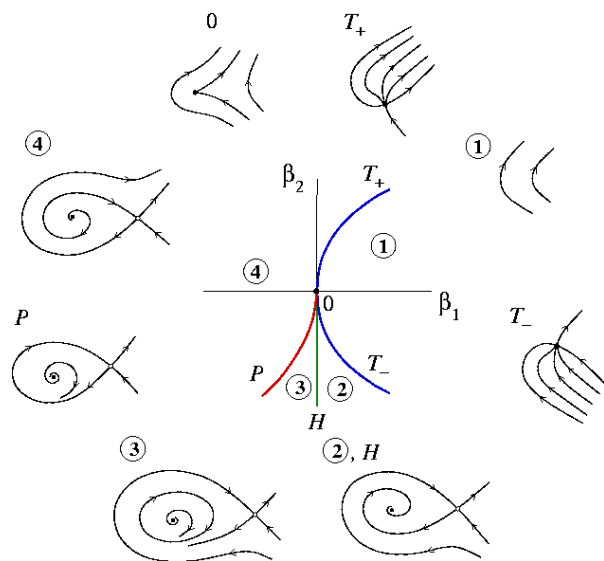


Abbildung 3.6: Bogdanov-Takens-Bifurkation (Kusnetsov 2004), in der Variante mit superkritischer Hopfbifurkation. In Bereich (1) gibt es keine an der Bifurkation beteiligten Objekte. Wird die Sattelknotenlinie T_- zu Bereich (2) überschritten entstehen zwei Fixpunkte. Beim Überschreiten der Hopflinie zu Bereich (3) wird der Knoten instabil und es entsteht ein stabiler Grenzzyklus. Beim Eintritt in Bereich (4) über die homokline Linie vernichtet der Sattel den gerade entstandenen Grenzzyklus. Schließlich verschwinden auf der Linie T_+ der Sattel und der nun instabile Knoten.

3.2 Abbildungen

Diskrete Abbildungen beschreiben eine schrittweise Entwicklung von einem Systemzustand zum nächsten:

$$\vec{f}(t+1) = \vec{g}(\vec{f}(t), t). \quad (3.4)$$

Wie bei den Differentialgleichungen werden in dieser Arbeit nur zeitunabhängige Abbildungen betrachtet. Der nächste Zustand hängt also einzig und allein vom aktuellen Zustand ab. Anders als bei Differentialgleichungssystemen ist die zeitliche Entwicklung hier nicht unbedingt umkehrbar. Ist sie nicht umkehrbar, so ist für jeden Punkt im Zustandsraum nur die zukünftige Entwicklung festgelegt, nicht jedoch die vergangene. In diesem Fall können Trajektorien sich treffen, laufen dann jedoch gemeinsam weiter. Die Abbildungen in dieser Arbeit sind jedoch zumindest theoretisch umkehrbar.

Auch bei Abbildungen können Fixpunkte und Grenzzyklen auftreten. Fixpunkte bei Abbildungen erfüllen die Bedingung

$$\vec{f} = \vec{g}(\vec{f}). \quad (3.5)$$

Auch die Stabilitätsbedingung ist anders. Auch hier wird die Abbildung um den Fixpunkt linearisiert. Die Zeitentwicklung wird nun jedoch nicht durch das Matrixexponential der Jacobimatrix bestimmt, sondern durch mehrfache Anwendung der linearisierten Abbildung. Ein Fixpunkt ist also stabil, wenn die Jacobimatrix der Abbildung am Fixpunkt nur Eigenwerte mit Betrag kleiner als eins hat. Bei mehrmaliger Anwendung der linearisierten Abbildung muss in jedem Schritt der Abstand zum Fixpunkt kleiner werden.

Auch viele von Differentialgleichungssystemen bekannte Bifurkationen haben ein Äquivalent bei Abbildungen. Hier sei nur die *Neimark-Sacker-Bifurkation* erwähnt. In diskreten Systemen ist sie der kontinuierlichen Hopfbifurkation ähnlich. Auch bei ihr wird ein Fixpunkt instabil und es entsteht ein Grenzzyklus. Dieser muss jedoch nicht unbedingt periodisch sein, sondern kann unendlich viele Punkte umfassen, welche eine geschlossene Linie im Zustandsraum bilden. Dies wird als quasiperiodische Oszillation bezeichnet. Bei dieser wird der Grenzzyklus immer wieder durchlaufen, jedoch wird der Startpunkt nie wieder exakt erreicht. Nur wenn der Startpunkt nach einer gewissen Anzahl von Zeitschritten wieder exakt getroffen wird, ist die Oszillation wirklich periodisch. Dies ist jedoch extrem unwahrscheinlich, weshalb quasiperiodische Oszillationen der generische Fall sind. Aufgrund einer als *starke Resonanz* bezeichneten Besonderheit bei der Neimark-Sacker-Bifurkation kann jedoch bei kleinen Perioden die Periode kurz nach der Bifurkation auf einen ganzzahligen Wert "einrasten". Auch bei höheren Perioden kann dies passieren, jedoch ist der Effekt wesentlich schwächer.



4 Dynamik von Nahrungsketten mit unterschiedlichen Konkurrenztermen

In diesem Kapitel wird die Dynamik von Nahrungsketten aus zwei und drei Spezies genauer analysiert. Die Grundlagen zur Modellierung von Nahrungsnetzen mit gewöhnlichen Differentialgleichungen aus Kapitel 2 werden hierbei verwendet. Dort wurde bereits erwähnt, dass Konkurrenz innerhalb einer Spezies wichtig ist, um grenzenloses Wachstum zu verhindern. Unbeschränktes Wachstum wird in der Natur nicht beobachtet und sollte daher auch in Modellen nicht auftreten.

Es werden zwei Möglichkeiten betrachtet, Konkurrenz zu berücksichtigen. Einerseits durch einen linearen Term in der Respirationsrate, welcher in Kombination mit der maximalen Fressrate eine maximal erreichbare Biomassendichte festlegt. Andererseits durch die Beddington-De Angelis funktionelle Antwort, welche die Fressrate bei hoher Räuberichte senkt. Bei entsprechend hoher Beutedichte kann hier jedoch noch immer eine beliebig hohe Räuberichte erreicht werden. Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen den beiden Konkurrenzmodellen ist, dass bei der linearen Respirationsrate Biomasse aus dem System entfernt wird, bei der gesenkten Fressrate jedoch nicht. Insgesamt ist die Dynamik mit linearer Respirationsrate vielfältiger, beide Fälle sind jedoch interessant.

Die später in dieser Arbeit verwendeten Modelle für die Populationsdynamik kanadischer Rotlachse kombinieren diskrete Dynamik mit Differentialgleichungen für Nahrungsketten mit Beddington-De Angelis funktioneller Antwort. Genau solche Systeme werden auch in diesem Kapitel betrachtet, jedoch wird hier vor allem das Langzeitverhalten beschrieben. In den teildiskreten Modellen ist dagegen vor allem die transiente Dynamik wichtig. Das Langzeitverhalten formt jedoch sozusagen das Terrain, auf dem die später relevante Einschwingdynamik stattfindet. Daher – und auch um ein Gefühl für das System zu entwickeln – ist es nützlich, sich mit der rein kontinuierlichen Dynamik auseinanderzusetzen.

Des Weiteren stellen die in diesem Kapitel beschriebenen Ergebnisse auch für sich ein interessantes Forschungsergebnis dar. Nahrungsketten aus zwei oder drei Spezies kommen in vielen Modellen vor. Sie sind außerdem ein wichtiges Modul, welches in größeren Netzen auftritt. Die Dynamik von zwei Spezies mit linearer Respirationsrate des Räubers wird schon von Bazykin (1998) detailliert beschrieben. Eine genaue Betrachtung der Dynamik mit drei Spezies ist mir jedoch nicht bekannt. Die Auswirkungen der Beddington-de Angelis funktionellen Antwort sind besser erforscht.

Der Inhalt dieses Kapitels wurde bereits in *Theoretical Ecology* unter dem Titel “The effect of predator limitation on the dynamics of simple food chains” (Schmitt et al. 2014b) veröffentlicht. Die ältesten der hier beschriebenen Ergebnisse, vor allem ein Großteil der analytischen Resultate, wurden von Stefan Schulz in seiner Bachelorthesis mit dem Titel “Auswirkung der Form des Konkurrenzterms auf die Dynamik von Räuber-Beute-Systemen” (Schulz 2011) erarbeitet. Darauf aufbauend überprüfte und erweiterte Jonas Braun die Ergebnisse mit Hilfe des Programms AUTO (Doedel et al. 2007) in seiner Bachelorarbeit “Analyse der Dynamik von Räuber-Beute-Systemen mit Dichtebeschränkung als Konkurrenz” (Braun 2012). Außerdem führte Simon Becker im Rahmen einer Miniforschung Simulationen zu diesem Thema durch. Zur Veröffentlichung wurden schließlich die bereits vorhandenen Inhalte von mir überarbeitet und nochmals deutlich erweitert.

Im Folgenden wird zunächst die Dynamik für eine Nahrungskette aus zwei Spezies beschrieben, anschließend die einer Nahrungskette aus drei Spezies. Aufgrund der höheren Anzahl von Parametern besteht bei der Analyse für drei Spezies kein Anspruch auf Vollständigkeit. Am Ende des Kapitels werden die Ergebnisse ökologisch interpretiert.

4.1 Nahrungskette aus Zwei Spezies

Zur Modellierung eines Räubers mit einer Beute wird hier das folgende allgemeine Differentialgleichungssystem verwendet:

$$\begin{aligned}\dot{N} &= r N \left(1 - \frac{N}{K_N} \right) - f(N, P)P \\ \dot{P} &= \lambda f(N, P)P - g(P)P.\end{aligned}\tag{4.1}$$

Hierbei ist N die Biomassendichte der Beute, P die des Räubers. Die Beute wächst logistisch mit der maximalen Wachstumsrate r und der maximalen Biomassendichte K_N , welche im Folgenden als Nährstoffniveau des Systems bezeichnet wird. λ beschreibt die Konversionseffizienz von Beutebiomasse in Räuberbiomasse. f und g sind Funktionen, welche die funktionelle Antwort und die Respirationsrate des Räubers festlegen. Im Folgenden wird dieses System für verschiedene Wahl der Funktionen f und g analysiert.

4.1.1 Rosenzweig-MacArthur

Werden die Funktionen

$$\begin{aligned}f(N, P) &= \frac{a N}{1 + h a N} \\ g(P) &= d\end{aligned}\tag{4.2}$$

gewählt, also Holling Typ 2 funktionelle Antwort und konstante Respirationsrate, so erhält man das Rosenzweig-MacArthur Modell (Rosenzweig et al. 1963). Konstante Respirationsrate, logistisches Wachstum und Holling Typ 2 funktionelle Antwort wurden bereits in Kapitel 2 beschrieben. Dieses Modell enthält die Respirationsrate d , Angriffsrate a und die Handhabungszeit h als Parameter. Die Gleichungen lassen sich durch geschickte Wahl der Einheiten für Biomassendichte und Zeit vereinfachen. Wir verwenden ah als Biomassendichteeinheit, wodurch der Parameter h verschwindet. Auch a ändert sich dadurch. Dieser Parameter steht nun für die maximale Fressrate.

Durch Umskalieren der Zeit lässt sich der Parameter r auf 1 setzen. Dies bedeutet, dass die Raten a und d nun relativ zur Wachstumsrate der Beute ausgedrückt werden. Es wäre möglich, durch die Wahl unterschiedlicher Einheiten für die beiden Biomassendichten einen weiteren Parameter zu eliminieren. Hier wird jedoch darauf verzichtet, um die anschauliche Interpretation der Modellgrößen zu erleichtern.

Es ergeben sich insgesamt die Differentialgleichungen

$$\begin{aligned}\dot{N} &= N \left(1 - \frac{N}{K_N} \right) - \frac{a N P}{1 + N} \\ \dot{P} &= \lambda \frac{a N P}{1 + N} - d P.\end{aligned}\tag{4.3}$$

Die Dynamik dieses Systems wurde ausführlich untersucht (Rosenzweig et al. 1963; Rall et al. 2008). Für $K_N < \frac{d}{\lambda a - d}$ stirbt der Räuber aus, da seine Wachstumsrate selbst dann negativ ist, wenn die Beutebiomasse ihr Maximum K_N erreicht. Für $\frac{d}{\lambda a - d} < K_N < 1 + 2\frac{d}{\lambda a - d}$ besitzt das System einen stabilen Fixpunkt. Bei $1 + 2\frac{d}{\lambda a - d} < K_N$ existiert ein stabiler Grenzzyklus. Die Amplitude des Grenzzyklus wächst mit K_N , wobei sich das Minimum der Oszillation für beide Spezies immer mehr an null annähert. Außerdem wird die Periode länger. Die Spezies haben dadurch für immer längere Zeit sehr niedrige Biomassendichten und sind durch statistische Schwankungen vom Aussterben bedroht. Dies wird "Paradoxon der Anreicherung" genannt. Für beliebige Parameter gibt es genau einen Attraktor für alle Startwerte $N > 0$ und $P > 0$.

4.1.2 Beddington-De Angelis

Die Differentialgleichungen können nun modifiziert werden, um Konkurrenz innerhalb der Räuberspezies zu modellieren. Ein Zeitverlust bei der Jagd durch störende Artgenossen kann mit Beddington-De Angelis funktioneller Antwort beschrieben werden:

$$\begin{aligned} f(N, P) &= \frac{aN}{1 + N + cP} \\ g(P) &= d. \end{aligned} \quad (4.4)$$

Dies führt zu den Gleichungen

$$\begin{aligned} \dot{N} &= N \left(1 - \frac{N}{K_N} \right) - \frac{aNP}{1 + N} \\ \dot{P} &= \lambda \frac{aNP}{1 + N + cP} - dP. \end{aligned} \quad (4.5)$$

Neu hinzugekommen ist der Konkurrenzparameter c . Je höher c , desto stärker ist die Konkurrenz.

Auch dieses Modell wurde bereits ausführlich untersucht und es können einige analytische Aussagen getroffen werden (Arditi et al. 2004; Rall et al. 2008; Voorn et al. 2008). Abbildung 4.2 zeigt ein Phasendiagramm (beziehungsweise ein Bifurkationsdiagramm bei Variation von zwei Parametern). Abbildung 4.1 zeigt die qualitativ unterschiedlichen Phasenportraits.

Die Aussterbeschwelle des Räubers liegt beim selben Parameterwert wie im Rosenzweig-MacArthur Modell und ist unabhängig von der Konkurrenzstärke c , da die Konkurrenz bei verschwindender Räuberichte keinen Einfluss hat. Die für $c/a = 0.25$ gezeigten Phasenportraits sind qualitativ ähnlich zu denen bei anderen Verhältnissen $c/a < 1$. Im Fall $c = 0$ wird die Räuberisokline (die Linie wo $\dot{P} = 0$ ist) vertikal. Die Linie der Hopfbifurkation kann analytisch berechnet werden und ist in Rall et al. (2008) angegeben:

$$K_N^{\text{Hopf}} = \frac{(a\lambda - cd\lambda + d)^2}{(c\lambda - 1)(acd\lambda^2 + a\lambda^2(c - a) + d^2(1 - c\lambda))}. \quad (4.6)$$

Die Hopfbifurkation ereignet sich bei immer höheren Werten von K_N wenn c größer wird.

Für $c > a$ hat die Beuteisokline einen Pol bei $N = K_N(1 - a/c)$ und ist eine fallende Funktion der Beutebiomassendichte N . Sie schneidet die Beuteachse bei K_N . Gilt $c > a$ bleibt der Fixpunkt

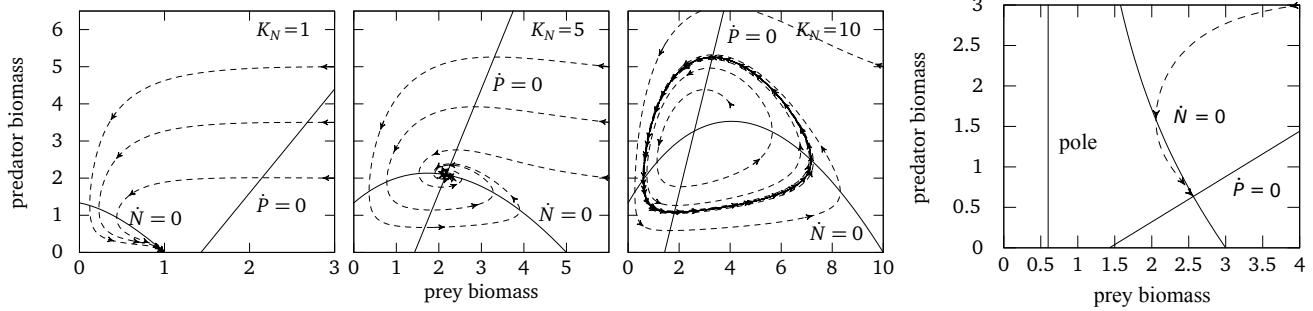


Abbildung 4.1: Phasenportraits für das bitrophische Räuber-Beute-Modell mit Interferenzkonkurrenz. Die Beuteisokline ($\dot{N} = 0$) und Räuberisokline ($\dot{P} = 0$) sind ebenfalls eingetragen (durchgezogene Linien). Die ersten drei Bilder zeigen Isoklinen und typische Trajektorien für verschiedene Nährstoffniveaus K_N im Fall $c < a$. Das Bild ganz rechts zeigt den Fall $c > a$ bei $K_N = 3$. Die Parameterwerte sind $a = 1$, $d = 0.5$, $\lambda = 0.85$. Die Konkurrenzstärke ist $c = 0.25$ in den drei linken Bildern und $c = 1.25$ im rechten.

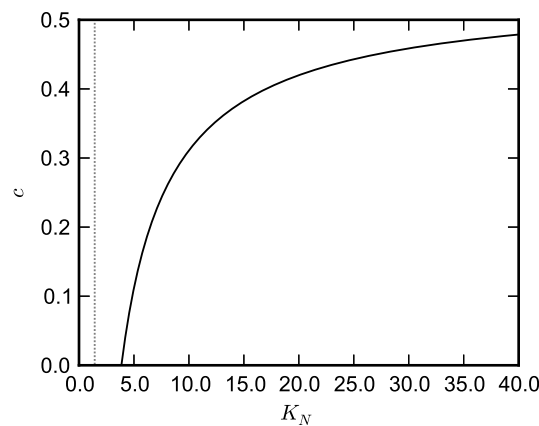


Abbildung 4.2: Phasendiagramm für das bitrophische Räuber-Beute-Modell mit Interferenzkonkurrenz. Die gepunktete graue Linie steht für die transkritische Bifurkation, die durchgezogene schwarze für die Hopfbifurkation. Unterhalb der Hopflinie gibt es einen stabilen Grenzzzyklus. Die Parameterwerte sind die gleichen wie in Abbildung 4.1.

immer stabil, das heißt bei starker Konkurrenz gibt es keinen Grenzzzyklus und das Paradoxon der Anreicherung tritt nicht auf. Die Bedingung für diesen Fall kann auch durch Verkleinern von a erfüllt werden. Dies bedeutet, dass durch verkleinern der maximalen Fressrate der Fixpunkt stabil werden kann. Hier ist wichtig, dass a relativ zur Beutewachstumsrate ausgedrückt ist. Große Werte von c oder kleine von a bedeuten, dass der Einfluss des Räubers auf die Beute klein ist, da der Räuber im Vergleich zum Wachstum der Beute wenig Beute tötet. Der Räuber ändert wenig an der Beutedynamik, wodurch sich die Beute ähnlich entwickelt als ob der Räuber gar nicht da wäre: Ihre Biomassendichte läuft auf einen stabilen Fixpunkt. Das periodische Verhalten nach der Hopfbifurkation dagegen weist auf einen starken negativen Einfluss des Räubers auf

die Beute hin: Die Beutedichte kann erst dann wachsen, wenn die Räuberichte aufgrund von Nahrungsmangel ausreichend abgesunken ist.

Im Modell mit Räuberinterferenz können komplexere Situationen wie zum Beispiel katastrophale Übergänge von Fixpunkten zu Oszillationen mit großer Amplitude nicht auftreten. Die nichttrivialen Fixpunkte der Beutebiomassendichte sind gegeben durch

$$N_{1,2}^* = \frac{K_N}{2\lambda c} (\lambda(c-a) + d) \pm \sqrt{\left(\frac{K_N}{2\lambda c}\right)^2 (\lambda(c-a) + d)^2 + \frac{Kd}{\lambda c}}. \quad (4.7)$$

Da alle Parameter positiv sind, kann es höchstens einen Fixpunkt geben, bei dem sowohl Beute- als auch Räuberbiomassendichte positiv sind. Weitere Untersuchungen der Isoklinen zeigen, dass die Räuber- und Beuteisokline sich niemals tangential berühren können, womit keine Sattelnodenbifurkationen auftreten können.

4.1.3 Dichtebeschränkung

Ist die Konkurrenz nicht primär ein Zeitverlust bei der Jagd, sondern eine allgemeine Verschlechterung der Lebensumstände bei großer Populationsdichte, so ist eine mit der Räuberichte ansteigende Sterbe- beziehungsweise Respirationsrate die passende Beschreibung. Die einfachste Form ist ein linearer Anstieg:

$$\begin{aligned} f(N, P) &= \frac{aN}{1+N} \\ g_i(P_i) &= d_i + \frac{\lambda a_i}{K_{Pi}} P_i. \end{aligned} \quad (4.8)$$

Beispiele für eine Verschlechterung der Lebensumstände bei hoher Biomassendichte sind erhöhtes Infektionsrisiko oder limitierende Ressourcen, wie zum Beispiel Schlaf- oder Nistplätze. Der Konkurrenzparameter ist in diesem Fall K_{Pi} . Anders als bei Beddington-De Angelis gibt es ein beuteunabhängiges Maximum von $K_{Pi}(1 - d_i)$ für die erreichbare Räuberbiomassendichte. Hier bedeutet ein hoher Parameter K_{Pi} eine schwache Dichtelimitierung. Ein niedriger Wert von K_{Pi} sorgt für eine Beschränkung der Dichte auf ein niedriges Niveau, steht also für starke Konkurrenz.

Die Bifurkationen in diesem System wurden für den Fall $d/r = 1$ in Kusnetsov (2004, p. 328ff), und in Bazykin (1998) untersucht. Die Beuteisokline ist die selbe wie im Rosenzweig-MacArthur Modell, jedoch hat die Räuberisokline nun die Form $I_P(N) = \frac{NK_P(\lambda a - d)}{N\lambda a}$. Sie ist nicht mehr linear, sondern biegt sich nach rechts und nähert sich für große N an einen konstanten Wert an (siehe Abbildung 4.3). Dies spiegelt die der Räuberbiomasse auferlegte Beschränkung wieder, ähnlich wie logistisches Wachstum die Beutebiomasse beschränkt.

Bei niedrigem K_N verhält sich das System gleich dem mit Interferenzkonkurrenz. Zunächst erscheint ein stabiler positiver Fixpunkt, welcher durch eine Hopfbifurkation instabil wird, wobei ein stabiler Grenzyklus entsteht. Bei großer Konkurrenz (niedriges K_P) tritt die Hopfbifurkation nicht auf.

Anders als mit Interferenzkonkurrenz kann der Grenzyklus jedoch bei weiterer Erhöhung von K_N wieder verschwinden, was zurück zu einem stabilen Fixpunkt als Attraktor führt. Dies kann auf verschiedene Arten passieren, je nach Wert von K_P (siehe auch das Phasendiagramm in Abbildung 4.4):

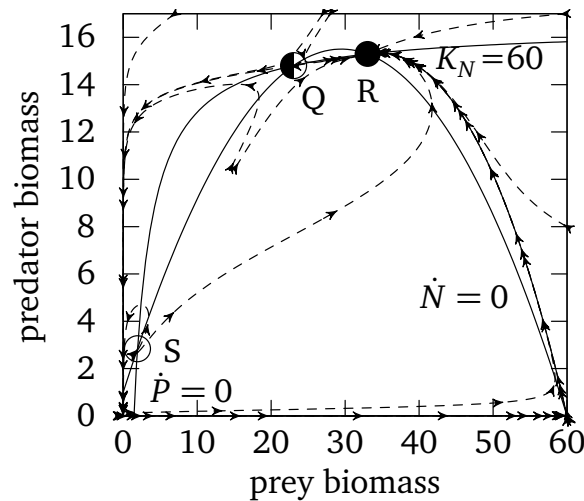


Abbildung 4.3: Phasenportrait für das bitrophische Räuber-Beute-System mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit nach der infinite period Bifurkation ($K_p = 40$ und $K_N = 60$). Durch eine Sattelknotenbifurkation sind zwei Fixpunkte Q und R auf dem ursprünglichen Grenzzyklus entstanden.

1. Eine weitere superkritische Hopfbifurkation (z.B. bei $K_p = 16$). Der Grenzzyklus schrumpft und verschwindet. Der ursprüngliche Fixpunkt wird dabei wieder stabil.
2. Eine Variante des ersten Falls passiert bei $K_p \simeq 17.5$. Hier schrumpft der stabile Grenzzyklus bei Erhöhung von K_N nicht auf null zusammen, sondern kollidiert mit einem instabilen Grenzzyklus, der durch eine subkritische Hopfbifurkation aus dem Fixpunkt entstanden ist. Der Fixpunkt wurde dadurch bereits wieder stabil. Im Prinzip stellt die subkritische Hopfbifurkation mit dem direkten Übergang vom stabilen Fixpunkt zu einem ausgedehnten Grenzzyklus einen katastrophalen Übergang dar. Da die subkritische Hopfbifurkation und die darauf folgende Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen sehr nah beieinander und nah am Fixpunkt passieren, lässt sich dieser Fall jedoch kaum vom ersten unterscheiden.
3. Eine Sattelknotenbifurkation (von Fixpunkten) ereignet auf dem Grenzzyklus. Dieses Szenario tritt für $K_p > 20$ auf und wird "infinite period bifurcation" genannt. Die Periode der Oszillation wird immer größer, bis der Grenzzyklus an der Bifurkation zum heteroklinen Orbit zwischen dem neu entstandenen Sattel und Knoten aufbricht. In diesem Fall hat der Grenzzyklus wenn er verschwindet eine große Amplitude. Außerdem kann das System bei einer kleinen Abweichung vom Fixpunkt oft erst nach einem langen Weg entlang des ehemaligen Grenzzyklus zum Fixpunkt zurückkehren, wobei die Biomassendichten sehr klein werden, was ein Aussterberisiko darstellt. Der "Geist" des ehemaligen Attraktors formt also noch immer die Dynamik des Systems.
4. Die Linie der Hopfbifurkation endet in einer Bogdanov-Takens-Bifurkation. In einem kleinen Parameterbereich um diese herum ($K_p = 18.5$ bis 20) treten noch viele andere Kombinationen von Bifurkationen auf. Diese werden hier wegen ihrer geringen ökologischen Relevanz nicht ausführlich beschrieben. Ein äquivalentes System wird sehr detailliert von Bazykin (1998, Kapitel 3.5.2) analysiert, und das Phasendiagramm wird auch von Kusnetsov (2004, Seite 330) gezeigt. Da unsere Wahl $d/r = 0.5$ sich von deren Wahl $d/r = 1$

unterscheidet, laufen die beiden Sattelknotenlinien in unserem Fall nicht wieder zusammen, und es gibt keine zweite Hopfbifurkationslinie. Der Rest des Phasendiagramms ist jedoch äquivalent.

Das in dieser Arbeit gezeigte Phasendiagramm wurde mit dem Softwarepaket AUTO (Doedel et al. 2007) erstellt.

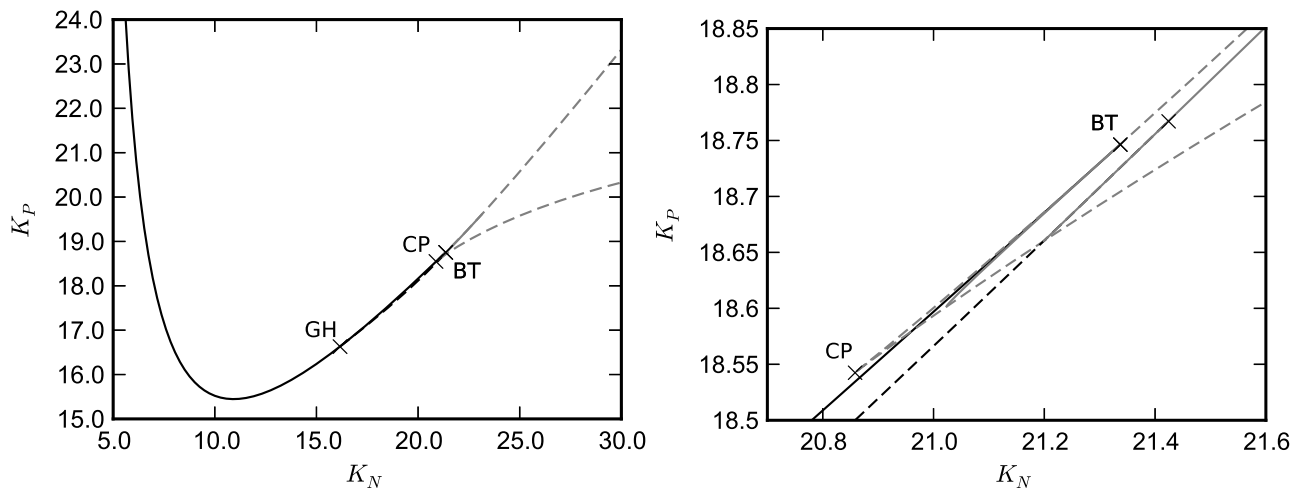


Abbildung 4.4: Phasendiagramm für das bitrophische Räuber-Beute-System mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit in der K_P - K_N -Ebene. Das zweite Diagramm ist eine Vergrößerung des ersten. Linien stellen Bifurkationen mit Kodimension eins dar. Schwarz durchgezogen: Hopfbifurkationen; grau gestrichelt: Sattelknotenbifurkationen; schwarz gestrichelt: Sattelknotenbifurkationen von Grenzzyklen; grau durchgezogen: Homokline Bifurkationen. An den markierten Punkten passieren Bifurkationen mit Kodimension zwei. GH: Verallgemeinerte Hopfbifurkation (die Hopfbifurkation wechselt zwischen super- und subkritisch, wobei eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen entsteht); CP: Cusp Bifurkation (zwei Sattelknotenbifurkationen treffen sich); BT: Bogdanov-Takens-Bifurkation (eine Hopflinie und eine homokline Linie enden auf einer Sattelknotenlinie).

4.1.4 Vergleich

Das Rosenzweig-MacArthur Modell in zwei Dimensionen ist in seiner Dynamik relativ übersichtlich. Es gibt immer nur einen Attraktor, und dieser ist entweder ein Fixpunkt oder ein Grenzzyklus. Bei sehr kleiner Beutekapazität K_N kann der Räuber nicht überleben. Mittels einer transkritischen Bifurkation wird dieser Fixpunkt instabil und der Fixpunkt mit Räuberbiomasse ungleich null tritt in den positiven Quadranten ein. Alle drei Systeme haben dieses Verhalten bei sehr kleinem Nahrungsangebot gemeinsam. Der Übergang vom positiven Fixpunkt zum Grenzzyklus passiert durch eine Hopfbifurkation: wird die Kapazität der Ressource K_N weiter erhöht, läuft der Fixpunkt zunächst zu höheren Biomassendichten. Dann wird er instabil und es entsteht ein stabiler Grenzzyklus. Dieser bleibt bei weiterer Anreicherung des Systems stabil, es wachsen jedoch Amplitude und Periode. Wichtig ist vor allem, dass sich der Grenzzyklus dem Aussterben beider Spezies immer weiter annähert.

Mit Interferenzkonkurrenz durch Beddington-De Angelis funktionelle Antwort ist die Situation nur geringfügig komplexer. Es gibt nun einen zusätzlichen Parameter c , der die Stärke der Konkurrenz angibt. Je nach Höhe dieses Parameters passieren bei Anreicherung des Systems unterschiedliche Dinge. Ist $c < a$ verhält sich das System wie bei Rosenzweig-MacArthur. Bei Erhöhung von K_N kommt es irgendwann zu einer Hopfbifurkation. Nur die Höhe des Schwellwerts, bei dem der Grenzzyklus entsteht, hängt von c ab, bei stärkerer Konkurrenz bleibt der Fixpunkt länger stabil. Für $c > a$ tritt keine Hopfbifurkation auf, der Fixpunkt bleibt immer stabil.

Die Dynamik des Systems mit Dichtebeschränkung ist wesentlich komplexer. Hier sind bereits in zwei Dimensionen katastrophale Übergänge möglich: Ausgedehnte Grenzzyklen können durch eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen oder durch eine homokline Bifurkation verschwinden. Auch Fixpunkte können durch Sattelknotenbifurkationen entstehen oder vernichtet werden. Die Vielzahl der möglichen Bifurkationen geht auf eine Bogdanov-Takens Bifurkation zurück, welche vielen der Bifurkationslinien als Ankerpunkt dient. Außerdem gibt es eine weitere Bifurkation mit Kodimension zwei, eine Cusp Bifurkation. Bei dieser entspringen zwei Sattelknotenbifurkationen. Auch in diesem System bleibt der ursprüngliche Fixpunkt bei starker Konkurrenz für ein beliebig hohes Nährstoffniveau K_N stabil.

Alle drei Systeme sind dazu geeignet, die Populationsdynamik zweier Spezies sowohl mit einem Fixpunkt als auch mit einem Grenzzyklus als Attraktor zu modellieren. Das Paradoxon der Anreicherung kann sowohl durch Interferenzkonkurrenz als auch durch Dichtebeschränkung vermieden werden. Mit Interferenzkonkurrenz lassen sich katastrophale Übergänge nicht modellieren. Andererseits ist sie dadurch aber besser geeignet, wenn komplexe Dynamik im Modell nicht erwünscht ist, oder wenn bekannt ist, dass katastrophale Übergänge nicht auftreten.

4.2 Nahrungskette aus Drei Spezies

In zwei Dimensionen ist kontinuierliche Dynamik generell sehr stark eingeschränkt, da Bahnen normalerweise Linien im Zustandsraum sind und sich nicht schneiden. In drei Dimensionen ist es wesentlich leichter an einer Bahn vorbeizukommen, da diese einfach in der dritten Dimension umgangen werden kann. Bei Erweiterung eines dynamischen Systems um eine dritte Dimension wird der Zustandsraum in dem Sinne wesentlich unübersichtlicher, dass er nicht mehr einfach durch die bekannten Bahnen in handliche Stücke zerlegt wird. Außerdem sind qualitativ neue Phänomene zu erwarten. Beispielsweise kann Chaos erst ab drei Dimensionen auftreten. Dieses tritt auch in Nahrungsketten auf, selbst bei einfachen Modellen. Allgemein lässt sich eine Nahrungskette aus drei Spezies mit logistischem Wachstum der Beute durch folgende Gleichungen ausdrücken:

$$\begin{aligned}\dot{N} &= r N \left(1 - \frac{N}{K_N} \right) - f_1(N, P_1)P_1 \\ \dot{P}_1 &= \lambda f_1(N, P_1)P_1 - f_2(P_1, P_2)P_2 - g_1(P_1)P_1 \\ \dot{P}_2 &= \lambda f_2(P_1, P_2)P_2 - g_2(P_2)P_2\end{aligned}\tag{4.9}$$

Die Gleichungen entsprechen der Form für zwei Spezies, mit einem zusätzlichen Räuber P_2 , welcher den ersten Räuber P_1 frisst. Es ist nun im Prinzip möglich den beiden Räubern unterschiedliche Funktionen für Respirationsrate und funktionelle Antwort zuzuweisen, um die Eigenschaften bestimmter Spezies besser wiederzugeben. Hier wird dieser Fall jedoch bewusst

ausgeklammert: Die Räuber unterscheiden sich lediglich in ihren Parametern, die Form der Funktionen ist bei beiden identisch. Es werden die gleichen Varianten wie für zwei Spezies betrachtet.

4.2.1 Rosenzweig MacArthur

Die einfachste Variante ist wieder die mit Holling Typ 2 funktioneller Antwort und konstanter Respirationsrate:

$$\begin{aligned}
 f_1(N, P_1) &= \frac{a_1 N}{1 + N} \\
 f_2(P_1, P_2) &= \frac{a_2 P_1}{1 + P_1} \\
 g_1(P_1) &= d_1 \\
 g_2(P_2) &= d_2.
 \end{aligned} \tag{4.10}$$

Es sind zwei neue Parameter hinzugekommen: a_2 und d_2 . Wir geben nun die Anforderung aus der Zweispeziesversion auf, dass die Biomassendichten identisch skaliert werden. Sie sind also jetzt in Einheiten unterschiedlicher Größe angegeben. Dies ist nötig um das Auftauchen des neuen Parameter h_2 zu verhindern, so wie bereits in 4.1.1 der Parameter h eliminiert wurde. Auch bei den anderen Varianten wird die umskalierte Version ohne Handhabungszeiten verwendet. Alle Kombinationen von Parametern zu betrachten würde dennoch zu weit führen. Daher werden nur die selben Parameter wie bei zwei Spezies kontinuierlich variiert, bei Rosenzweig-MacArthur also die Kapazität der Ressource K_N .

Dieses System wurde von Kusnetsov et al. (2001) ausführlich untersucht. Genau wie der erste Räuber benötigt auch der zweite eine gewisse Menge an Nahrung, um überleben zu können. Wird K_N von null erhöht, kann zunächst keiner der Räuber überleben. Bei der selben Schwelle wie im Zweispeziessystem tritt der erste Räuber in das System ein, und etwas später schließlich der zweite. Bei weiterer Erhöhung von K_N gibt es wieder eine Hopfbifurkation.

Anders als bei zwei Spezies bleibt der entstandene Grenzzzyklus jedoch bei weiterer Erhöhung von K_N nicht stabil, sondern wird mittels Periodenverdopplung instabil. Dies ist jedoch nur der Beginn einer ganzen Periodenverdopplungskaskade, die das System ins Chaos bringt. Der hier vorliegende chaotische Attraktor wird wegen seiner Form auch “teacup attractor” genannt. Er hat jedoch auch keinen Bestand. Wird K_N weiter hochgefahren, durchläuft er eine Folge von Periodenhalbierungen. Am Ende bleibt ein regulärer Grenzzzyklus übrig. Anders als im Zweispeziessystem steigt das Biomassenmaximum des Grenzzzyklus bei Erhöhung von K_N jedoch nicht unbedingt immer weiter an. Für P_2 senken sich sowohl Minimum als auch Maximum leicht.

Ein weiterer Unterschied zum Zweispeziessystem ist, dass nun mehrere Attraktoren koexistieren können. Dies können z.B. chaotische und periodische Attraktoren sein (Kusnetsov et al. 2001), jedoch auch der Attraktor des zweidimensionalen Systems. Dass der 2D-Attraktor auch mit drei Spezies stabil sein kann bedeutet, dass der zweite Räuber für gewisse Startwerte ausstirbt.

4.2.2 Beddington de Angelis

Nun erweitern wir das Dreispeziesmodell mit der Beddington-de Angelis funktionellen Antwort um Interferenzkonkurrenz:

$$f_i(N, P) = \frac{a_i N}{1 + N + c_i P}. \quad (4.11)$$

Die metabolische Rate ist weiterhin konstant. Es kommen die Parameter c_1 und c_2 hinzu. Systematisch variiert wurden nur K_N und c_1 .

Die Dynamik des Systems hängt jedoch auch stark von c_2 ab. Sind sowohl c_1 als auch c_2 niedrig, so ist die Dynamik ähnlich wie im Rosenzweig-MacArthur Modell. Das Bifurkationsdiagramm wirkt jedoch gestreckt, alle Übergänge passieren bei etwas höheren Werten von K_N . Sind sowohl c_1 als auch c_2 hoch, so wird die Hopfbifurkation unterdrückt, der Fixpunkt bleibt stabil. Genauer gesagt passiert dies, wenn die Isoklinen der Beute und des ersten Räubers divergieren, also wenn $c_1 > a_1$ und $c_2 > \frac{a_2}{\lambda a_1 - d_1}$ sind. In 3D wirkt starke Konkurrenz also genau wie in 2D stabilisierend. Wenn $c_1 > 1$ ist kann dies analytisch gezeigt werden.

Divergiert nur eine der beiden Isoklinen, so können periodische Oszillationen auftreten, nicht jedoch Chaos. Ist $c_1 > a_1$, was bedeutet, dass die Beuteisokline divergiert, so ist die Beutepopulation groß und ändert sich kaum. Damit hat P_1 eine relativ konstante Nahrungsversorgung, jedoch sinkt mit steigender Biomassendichte wegen der starken Konkurrenz die Wachstumsrate. Damit ist die Dynamik von P_1 ähnlich wie die der Beute im 2D-System, während P_2 die Rolle des 2-D Räubers übernimmt. Ist K_N groß genug und c_2 klein genug, zeigen die beiden Räuber deutliche Oszillationen.

Divergiert nur die zweite Isokline, also $c_2 > \frac{a_2}{\lambda a_1 - d_1}$, so ist P_2 stark durch Konkurrenz limitiert und hat keinen deutlichen Einfluss auf P_1 . Wieder verhält sich das System ähnlich wie bei zwei Spezies, jedoch wird bei sinkendem c_2 die Hopfbifurkation subkritisch, wodurch auch eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen entsteht. Dies führt zur Koexistenz eines stabilen Fixpunkts und eines stabilen Grenzzyklus. Verschwindet einer davon, wechselt das System plötzlich zu einem entfernten Attraktor, dies ist also ein katastrophaler Übergang. Dies trat bei zwei Spezies nur im System mit Dichtebeschränkung auf, nicht aber in dem mit Interferenzkonkurrenz.

Ist c_2 weder vernachlässigbar klein, noch groß genug, um zum Divergieren einer Isokline zu führen, ist die Situation komplexer. Ein Phasendiagramm für $c_2 = 0.2$ ist in Abbildung 4.5 gezeigt. Im Gegensatz zum Rosenzweig-MacArthur Modell gibt es hier subkritische Hopfbifurkationen und Sattelknotenbifurkationen von Grenzzyklen – zusätzlich zu den bereits bekannten Periodenverdopplungen und -halbierungen, welche den chaotischen Bereich umschließen.

Wie auch im Zweispeziessystem wurde in den vorgenommenen Simulationen der Fixpunkt immer durch eine Hopfbifurkation instabil und es wurden keine Sattelknotenbifurkationen von Fixpunkten beobachtet. Jedoch kann die Hopfbifurkation subkritisch werden, das heißt wenn der Fixpunkt instabil wird gibt es keinen infinitesimal nahen stabilen Grenzzyklus. Der neue Attraktor ist auf jeden Fall mehr oder weniger weit entfernt, oft ist es ein Grenzzyklus mit endlicher Amplitude. Andersrum kann auch ein Grenzzyklus mit endlicher Amplitude einfach durch eine Sattelknotenbifurkation verschwinden. Jedoch treten die beiden Bifurkationen oft nah beieinander auf und der Fixpunkt liegt gewissermaßen innerhalb des Grenzzyklus. Außerdem können nichtlokale Übergänge zwischen Grenzzyklen und Chaos auftreten. Anders als bei Rosenzweig-MacArthur, wo die Grenzzyklen mit dem chaotischen Attraktor verwoben sind (Kusnetsov et al. 2001), können sie hier auch außerhalb liegen.

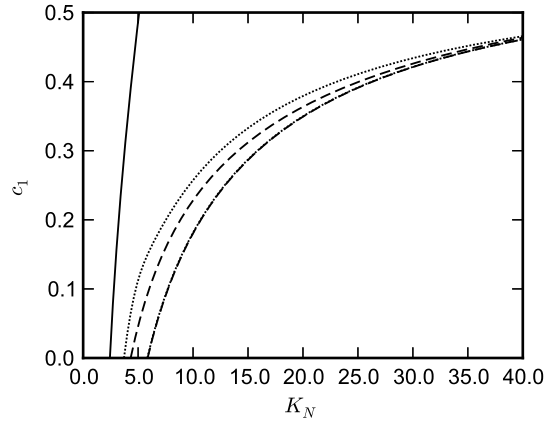


Abbildung 4.5: Phasendiagramm für das Dreispeziesmodell mit Interferenzkonkurrenz, wobei der Konkurrenzparameter des oberen Räubers $c_2 = 0.2$ ist. Die durchgezogene schwarze Linie stellt eine Hopfbifurkation dar, die gepunkteten schwarzen Linien Periodenverdopplungen und die gestrichelten schwarzen Linien Sattelknotenbifurkationen von Grenzzyklen. Rechts passieren eine Periodenverdopplung und eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen so dicht beieinander, dass die Linien kaum unterschieden werden können und als Linie aus Strichen und Punkten erscheinen. Rechts von diesen beiden Bifurkationen existiert wieder ein einziger stabiler Grenzzyklus.

4.2.3 Dichtebeschränkung

Nun verwenden wir statt Beddington wieder die Holling Typ 2 funktionelle Antwort aus Abschnitt 4.2.1 und führen mittels linearer Respirationsraten Dichtebeschränkungen für die Räuber ein:

$$g_i(P_i) = d_i + \frac{\lambda a_i}{K_{P_i}} P_i. \quad (4.12)$$

Hierbei kommen die Parameter K_{P1} und K_{P2} hinzu, K_N und K_{P1} wurden kontinuierlich variiert. Für K_{P2} werden hier die Werte 10, 18 und 40 betrachtet, die anderen Parameter bleiben fest: $a_1 = 0.8$, $d_1 = 0.2$, $a_2 = 0.133$, $d_2 = 0.033$, und $\lambda = 0.85$. Die Phasendiagramme sind sehr komplex und es gibt viele Parameter, von denen nur wenige variiert wurden. Die hier gezeigten Ergebnisse können daher nur einen gewissen Einblick in die auftretenden Phänomene geben und stellen keine detaillierte mathematische Analyse dar.

Insgesamt erscheint die Dynamik als eine Mischung aus den bereits bei zwei Spezies beobachteten Phänomenen und den in den beiden vorigen Abschnitten gezeigten Effekten der Erhöhung der Dimension. Durch starke Konkurrenz bleibt der Fixpunkt bei höheren oder sogar beliebigen Ressourcenkapazitäten K_N stabil. Treten Oszillationen auf, so gibt es häufig auch Chaos in einem gewissen Parameterbereich. Für starke und schwache Dichtebeschränkung des oberen Räubers P_2 kristallisieren sich relativ klare Grenzfälle heraus, für mittlere Werte reagiert das System jedoch sehr empfindlich auf Änderungen von K_{P2} . Es werden daher zunächst die Phasendiagramme für $K_{P2} = 40$ und 10 vorgestellt und danach exemplarisch für die mittleren Werte das für $K_{P2} = 18$.

Hohe Werte von K_{P2}

Bei hohen Werten von K_{P2} , also schwacher Konkurrenz des oberen Räubers, ist die Dynamik in gewisser Weise ähnlich zu der bei niedrigem c_2 im Modell mit Interferenzkonkurrenz. Abbildung 4.6 zeigt für $K_{P2} = 40$ das Phasendiagramm, ein Bifurkationsdiagramm und zwei Attraktoren. Es gibt eine Hopfbifurkation und eine Periodenverdopplungskaskade ins Chaos und zurück, jedoch keine Sattelknotenbifurkationen. Der chaotische Bereich liegt bei hohen Kapazitäten K_{Pi} für die beiden Räuber und niedriger Kapazität K_N der Ressource. Chaos tritt also auf, wenn die Dichtebeschränkung der Räuber die Dynamik kaum beeinflusst. Im Gegensatz zum Phasendiagramm mit Interferenzkonkurrenz 4.5 ist hier der chaotische Bereich wesentlich schmaler und der Attraktor unterscheidet sich leicht vom bekannten teacup Attraktor.

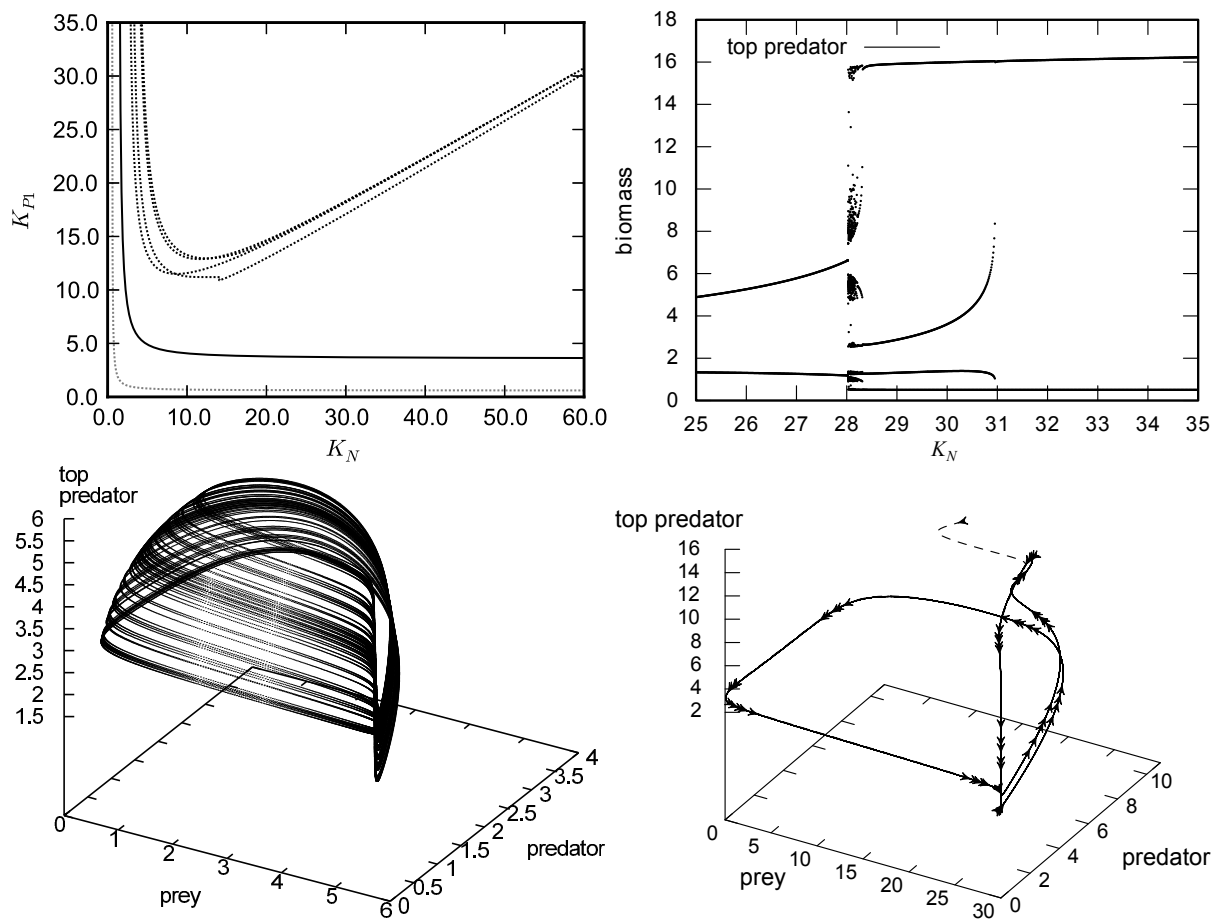


Abbildung 4.6: Tritrophische Nahrungskette mit dichteabhängiger Räubermortalität für hohe Sättigungswerte des oberen Räubers $K_{P2} = 40$. Oben links: Phasendiagramm. Die Linien sind von links nach rechts: grau gestrichelt: transkritische Bifurkation; durchgezogen schwarz: Hopfbifurkation; schwarz gepunktet: Periodenverdopplungen. Oben rechts: Bifurkationsdiagramm für $K_{P1} = 17.5$. Unten links: chaotischer Attraktor des Räubers. Die Parameter sind $K_N = 5.7$, $K_{P1} = 17.5$. Unten rechts: Grenzyklus, der zwischen Oszillation von N und P_1 und Oszillation von P_1 und P_2 wechselt. Dies geschieht bei $K_N = 30$, $K_{P1} = 17.5$.

Nach dem Durchlaufen des chaotischen Bereichs besteht der Grenzzyklus aus Oszillationen sowohl des Paares P_1 - N als auch P_2 - P_1 , wie rechts unten in Abbildung 4.6 gezeigt. Bei anderen Parameterwerten beobachten wir hauptsächlich Oszillationen von nur einem der beiden Paare: Bei kleinem K_N (im Phasendiagramm “unten”) wird die Schwingung hauptsächlich von der Interaktion zwischen der Ressource N und ihrem Räuber P_1 getrieben und die Hopfbifurkationslinie im Phasendiagramm 4.6 ist beinahe parallel zu K_{P_1} -Achse. Bei höherem K_N und kleinem K_{P_1} (“links”) bleibt die Ressourcendichte N nah an ihrer Obergrenze K_N , P_1 hat eine hohe konstante Nahrungsversorgung und dient quasi P_2 als Ressource. Die Oszillation spielt sich nun zwischen P_1 und P_2 ab, die Hopfbifurkationslinie ist fast parallel zur K_N -Achse.

Niedrige Werte von K_{P_2}

Abbildung 4.7 zeigt das Phasendiagramm für $K_{P_2} = 10$. Da die Dichtebeschränkung des oberen Räubers klein ist, hat dieser nur geringen Einfluss auf die beiden anderen Spezies. Das Phasendiagramm ähnelt dem des Zweispeziesystems mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit. Bei Erhöhung von K_N durchläuft das System zunächst eine Hopfbifurkation, später wird der Grenzzyklus wieder durch einen Fixpunkt ersetzt. Wie im Zweispeziesystem ist der zweite Übergang nicht glatt, sondern katastrophal. Der linke Graph in Abbildung 4.7 zeigt die Hopf- und Sattelknotenlinien, welche denen im Zweispeziesmodell mit Dichtebeschränkung ähneln.

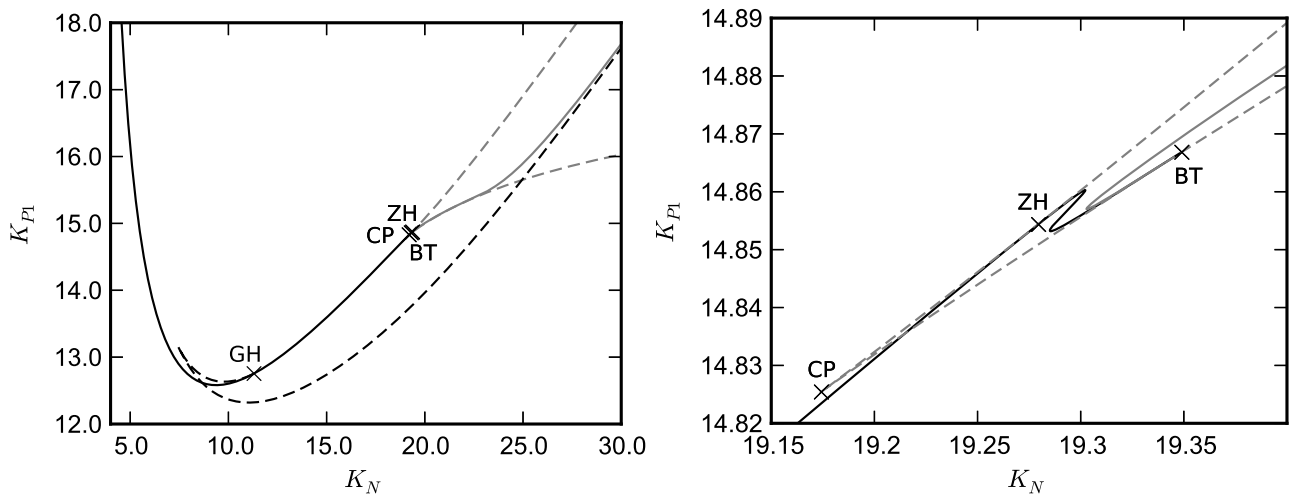


Abbildung 4.7: Phasendiagramm der tritrophischen Nahrungskette mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit, für $K_{P_2} = 10$. Das zweite Diagramm zeigt eine Vergrößerung der Umgebung der Cusp Bifurkation (CP), wo die beiden grau gestrichelten Sattelknotenlinien enden. ZH markiert eine Zero-Hopf bifurkation (dort berührt eine Hopflinie tangential eine Sattelknotenlinie). Bei BT passiert eine Bogdanov-Takens-Bifurkation, von der eine durchgezogene graue homokline Bifurkationslinie ausgeht. Wie im ersten Bild zu sehen nähert sie sich der schwarz gestrichelten Sattelknotenlinie von Grenzzyklen die von der verallgemeinerten Hopfbifurkation GH ausgeht und läuft schließlich parallel zu dieser.

Anders als in diesem gibt es hier jedoch keine infinite period Bifurkation. Stattdessen gibt es einen Parameterbereich, in dem die beiden unterschiedlichen Attraktoren (Grenzzyklus und

Fixpunkt) koexistieren. Der Bereich wird auf einer Seite von einer Sattelknotenbifurkation begrenzt, auf der anderen von einer homoklinen Bifurkation. Die Linie der homoklinen Bifurkation verläuft ganz anders als bei zwei Spezies. Sie bleibt zunächst nah an der unteren Sattelknotenbifurkationslinie und verläuft für große Werte von K_N parallel zur oberen Sattelknotenbifurkationslinie.

Wie in 2D wechselt die Hopfbifurkation von super- zu subkritisch, wobei auch eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen auftritt. Jedoch bleibt diese Linie nun nicht nah an der Hopfbifurkation, sondern trennt sich ab. Sie läuft zunächst oberhalb der Hopflinie Richtung links oben und verbindet sich dann mit einer weiteren ihrer Art in einer Art Cusp Bifurkation. Die andere Linie kreuzt die Hopfbifurkationslinie und verläuft dann parallel und unterhalb zu dieser. Nachdem sie die untere der Fixpunkt-Sattelknotenlinien kreuzt, verläuft sie sehr nah an der Linie der homoklinen Bifurkation.

Die Vergrößerung rechts in Abbildung 4.7 zeigt, dass auch die ökologisch weniger relevanten Details des Phasendiagramms anders als bei zwei Spezies sind. Zum Beispiel zeigt das System eine Zero-Hopf Bifurkation (die Hopflinie berührt tangential eine Sattelknotenlinie) und der Bogdanov-Takens Punkt, an dem die Hopflinie endet, liegt nun auf dem unteren Zweig der Sattelknotenbifurkationen.

Mittlere Werte von K_{p2}

Bei mittleren Werten von K_{p2} zeigt sich erst die wahre Komplexität des Phasendiagramms. Das für $K_{p2} = 18$ ist in Abbildung 4.8 gezeigt. Die Hopfbifurkationslinie macht nun einen Schlenker und kann bei Erhöhung von K_N leicht mehrfach gekreuzt werden. Die Dynamik zeigt sowohl Eigenschaften aus dem System mit niedrigem K_{p2} als auch aus dem mit hohem K_{p2} .

Der obere Zweig der Hopfbifurkationslinie ähnelt zusammen mit den Sattelknotenlinien dem Bild bei kleinerem K_{p2} . In diesem Bereich sind das Nährstoffniveau K_N und die Kapazität des ersten Räubers K_{p1} relativ groß. Dies ermöglicht das Ansteigen der Biomassendichte des zweiten Räubers in Bereiche, in denen die Dichtelimitierung deutliche Auswirkungen hat. Wenn andererseits K_N klein ist (linker senkrechter Zweig der Hopflinie in 4.8), so ist der Räuber durch das Nahrungsangebot eingeschränkt. Die Dichtelimitierung ist hier also nicht relevant. Daher passiert eine superkritische Hopfbifurkation gefolgt von Chaos wenn K_N erhöht wird, genau wie im Rosenzweig-MacArthur Modell und bei hohen Werten von K_{p2} . Der untere horizontale Teil der Linie kann wie im Fall von hohem K_{p2} verstanden werden: Der erste Räuber frisst fast mit maximaler Rate und die Ressource ist dicht an ihrer Kapazität. Der erste und zweite Räuber verhalten sich zusammen wie ein Zweispeziessystem, mit einer Hopfbifurkation bei Erhöhung von K_{p1} .

Zwischen den beiden Hauptzweigen hat die Hopfbifurkationslinie eine schmale hohe Spitze, wo sie von super- zu subkritisch wechselt. Beim Kreuzen dieser Spitze wird die Hopflinie zweimal durchlaufen. Die dabei entstehenden Grenzzyklen gehören normalerweise zusammen (bei der ersten Hopfbifurkation entsteht ein Grenzzyklus, bei der zweiten wird er wieder vernichtet) und wechselwirken nicht mit dem beim Kreuzen des linken Zweigs erzeugten Grenzzyklus. Dies ist in Abbildung 4.9 zu sehen.

Zwischen dieser Spitze und dem linken Hopfzweig liegt ein komplexer chaotischer Bereich. Dieser schließt zusätzlich zu Periodenverdopplungen auch diverse Sattelknotenbifurkationen von Grenzzyklen ein. Sowohl der Grenzzyklus aus dem linken Zweig als auch der aus der Spitze sind an diesen beteiligt.

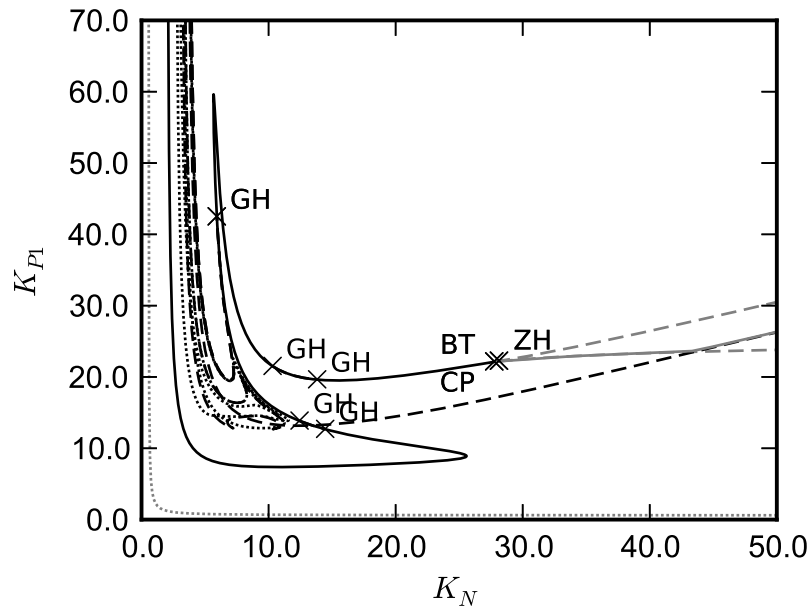


Abbildung 4.8: Phasendiagramm der tritrophischen Nahrungskette mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit, für $K_{p2} = 18$. Die durchgezogene schwarze Hopf Linie macht nun einen Schlenker und wechselt schließlich am obersten GH Punkt von super- zu subkritisch. Die schwarz gestrichelten Sattelknotenlinien von Grenzzyklen, welche die vier anderen verallgemeinerten Hopfbifurkationen GH verbinden, laufen so nah an der Hopf Linie, dass der Gesamteffekt vernachlässigbar ist. Im chaotischen Bereich zwischen der Spitze der Hopf Linie und ihrem linken Teil passieren viele Sattelknotenbifurkationen von Grenzzyklen (schwarz gestrichelt) und Periodenverdopplungen (schwarz gepunktet). Der rechte Teil des Phasendiagramms ähnelt sehr dem für $K_{p2} = 10$.

Wie zuvor erwähnt existieren viele weitere Übergangszustände zwischen hohem und niedrigem K_{p2} . Einige davon enthalten zwei getrennte Hopf Linien und drei Bogdanov-Takens Bifurkationen. Man könnte die Dynamik dieses Systems noch sehr viel detaillierter untersuchen. Allerdings bietet der hier gezeigte Fall meiner Meinung nach einen guten Überblick über die möglichen ökologisch relevanten Phänomene in dieser Art von System.

4.2.4 Vergleich

In allen drei betrachteten Systemen ist genau wie in zwei Dimensionen die Dynamik bei sehr kleinem K_N äußerst ähnlich. Beide Räuber benötigen ein gewisses Nährstoffniveau, um überleben zu können. Eine weitere Gemeinsamkeit ist das Auftreten einer Hopfbifurkation und ein anschließender Übergang zum Chaos und wieder zurück zum Grenzzyklus. Außerdem gibt es in den beiden Systemen mit Konkurrenz gewisse Parameterkombinationen, für die nur zwei Spezies stark oszillieren und die dritte kaum an der Dynamik beteiligt ist.

Die ökologisch relevanten Unterschiede sind insgesamt kleiner als in 2D. So können zum Beispiel nun in allen drei Systemen unterschiedliche Attraktoren koexistieren. Und nicht nur bei Dichtebeschränkung, sondern auch bei Beddington-De Angelis können nun katastrophale Übergänge auftreten. Diese sind jedoch im System mit Dichtebeschränkung immer noch wesentlich

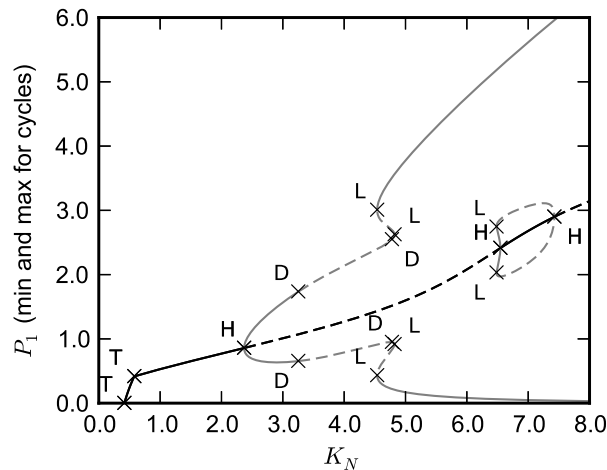


Abbildung 4.9: Bifurkationsdiagramm der tritrophischen Nahrungskette mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit, für $K_{p1} = 30$ und $K_{p2} = 18$. Gezeigt werden die Fixpunktswerte (schwarz) der Biomassendichte des mittleren Räubers P_1 und die Maxima und Minima von Grenzzyklen (grau). Durchgezogene Linien stellen stabile Fixpunkte oder Grenzzyklen dar, gestrichelte instabile. Um $K_N = 7$ passieren schnell nacheinander zwei Hopfbifurkationen (H). Dies stabilisiert in einem kleinen Parameterbereich einen sonst instabilen Fixpunkt. Der Buchstabe D steht für Periodenverdopplungen. Zwischen diesen Bifurkationen passiert eine Periodenverdopplungskaskade, die zu Chaos führt (nicht gezeigt). Der Buchstabe L markiert eine Sattelknotenbifurkation von Grenzzyklen, bei der ein stabiler und ein instabiler Grenzzyklus entstehen.

häufiger. Das Phasendiagramm ist in diesem Fall insgesamt wesentlich komplexer als in den anderen Fällen. Genau wie beim Zweispeziessystem sollte man sich wenn man Dichtebeschränkung in einem Modell verwendet dieser Komplexität bewusst sein.

4.3 Diskussion

In diesem Kapitel wurde der Einfluss von Konkurrenz auf di- und tritrophische Nahrungsketten untersucht. Die Konkurrenz der Räuber wurde dabei entweder durch Interferenzkonkurrenz oder durch eine dichteabhängige Respirationsrate modelliert. Interferenzkonkurrenz beschreibt eine gegenseitige Behinderung der Räuber bei der Nahrungssuche, beziehungsweise generell einen Zeitverlust bei hoher Räuberichte. Eine dichteabhängige Respirationsrate entspricht dem Fall, dass die Räuberbiomassendichte durch andere Ressourcen oder durch Krankheitsausbreitung limitiert wird, oder allgemein einem erhöhten Energiebedarf bei hoher Räuberichte. Es zeigte sich, dass dies zu unterschiedlicher Dynamik führt. Für bitrophische Systeme konnte ein Teil der Untersuchung mit analytischen Methoden durchgeführt werden. Außerdem wurden Computersimulationen und die Software “AUTO” (Doedel et al. 2007) eingesetzt. Die Untersuchung war nicht mathematisch rigoros, sondern darauf ausgerichtet, ökologisch relevante Phänomene zu identifizieren.

Unterhalb eines kritischen Werts des Nährstoffniveaus K_N stirbt der oberste Räuber aus. Solange die Räuberbiomassen klein sind, hat Konkurrenz keine Auswirkungen. Alle Modelle zeigen

eine Hopfbifurkation bei Erhöhung von K_N , was in einem stabilen Grenzzyklus resultiert. Im dreidimensionalen Fall führt eine weitere Erhöhung von K_N typischerweise zu einem chaotischen Attraktor, wenn die Konkurrenz beider Räuber nicht zu stark ist. Diese Modelle zeigen auch Koexistenz von Fixpunkten mit Grenzzyklen und von Grenzzyklen mit Chaos. Das Paradoxon der Anreicherung tritt in allen Modellen auf. Sowohl in zwei- als auch in dreidimensionalen Modellen kann dieses Paradoxon aber durch starke Konkurrenz unterdrückt werden: der Fixpunkt bleibt dann für alle Werte von K_N stabil, keine der Spezies wird also durch eine Verbesserung der Lebensumstände auf gefährliche Weise zum oszillieren gebracht. Außerdem kann in dreidimensionalen Modellen ein beschränkter oberer Räuber oft das System bis zu einem gewissen Nährstoffniveau unter Kontrolle halten ohne selbst stark zu oszillieren. Wenn der mittlere Räuber stark beschränkt ist fungiert er als Engpass und Oszillationen können nicht auftreten. Die Möglichkeiten, Grenzzyklen zu unterdrücken, welche die beteiligten Spezies nah ans Aussterben bringen, sind in dreidimensionalen Systemen vielfältiger.

Zwischen der Dynamik in Systemen mit Interferenzkonkurrenz und solchen mit dichteabhängiger Mortalität besteht ein fundamentaler Unterschied. In Systemen mit Interferenzkonkurrenz werden Fixpunkte immer durch eine Hopfbifurkation instabil, dabei wird der Fixpunkt sozusagen übergangslos durch einen Grenzzyklus ersetzt. In Systemen mit dichteabhängiger Mortalität kommen auch Sattelknotenbifurkationen vor, bei denen der Fixpunkt ersatzlos verschwindet. Selbst wenn die Hopfbifurkation im System mit Interferenzkonkurrenz subkritisch wird, umschließt der Grenzzyklus, zu dem die Dynamik nach der Bifurkation springt, den Fixpunkt. Springt nach einer Sattelknotenbifurkation im System mit dichteabhängiger Mortalität die Dynamik zu einem Grenzzyklus, so kann dieser weit vom Fixpunkt entfernt liegen. Oft bringt er beteiligte Spezies nahe an die Aussterbeschwelle.

Anders als im dreidimensionalen System zeigt das 2D-System mit Interferenzkonkurrenz keinerlei katastrophale Übergänge, sondern nur eine superkritische Hopfbifurkation. Dies unterscheidet es deutlich vom 2D-System mit dichteabhängiger Respirationsrate. Jenes zeigt mehrere Arten von katastrophalen Übergängen, welche durch Sattelknotenbifurkationen von Fixpunkten und Grenzzyklen und infinite period Bifurkationen verursacht werden. Die auffälligste katastrophale Bifurkation in diesem System ist die erwähnte infinite period Bifurkation. Vor der Bifurkation, am stabilen Fixpunkt, begrenzt nicht die Beute, sondern andere Faktoren die Räuberichte. Am Bifurkationspunkt ist die Dichtebeschränkung nicht mehr stark genug, um den Räuber davon abzuhalten, der Beute durch einen langen Grenzzyklus zu folgen. In der tritrophischen Kette ist dieses Szenario leicht verändert: Die Sattelknotenbifurkation von Fixpunkten ereignet sich nicht auf dem Grenzzyklus, sondern in der Nähe; der Grenzzyklus wird dann in einer homoklinen Bifurkation des Sattels erzeugt.

Katastrophale Szenarien – so wie in den Modellen mit dichteabhängiger Räubersterblichkeit beschrieben – könnten entstehen wenn Parasiten vernichtet werden, die die Räuberpopulation kontrollieren. Zum Beispiel wurde vermutet, dass die starke Reduktion oder sogar Ausrottung von Parasitoiden nach falscher Anwendung von Insektiziden Schädlingsausbrüche an tropischen Plantagenpflanzen ausgelöst haben könnte (Godfray et al. 1989). Auch Artenschutzmaßnahmen könnten theoretisch katastrophale Übergänge hervorrufen. Wenn die Räuberichte durch Mangel an sicheren Nistplätzen oder Unterschlupf begrenzt wird, obwohl mehr als reichlich Nahrung vorhanden ist, könnte eine Verbesserung der Habitatsqualität die Räuberichte schnell so weit anheben, dass die Beutepopulation zusammenbricht. Anders als beim klassischen Anreicherungsparadoxon könnte sogar eine Verringerung der Ressourcenkapazität einen katastrophalen Übergang auslösen.

Ein zweites wichtiges Ergebnis dieses Kapitels ist, dass beide Arten von Konkurrenz das Paradoxon der Anreicherung abmildern, indem sie die Hopfbifurkation zu höheren Werten der Ressourcenkapazität verschieben. Jedoch kann dies in der tritrophischen Nahrungskette gleichzeitig zu einer katastrophalen Variante des Paradoxons führen, da die Hopfbifurkation subkritisch werden kann. Zwar wird die Oszillation hinausgezögert, wenn sie jedoch eintritt kann dies in Form eines plötzlichen Sprungs zu einem Zyklus mit großer Amplitude geschehen.

In diesem Kapitel wurde ein Einblick in die Gleichgewichtsdynamik verschiedener Nahrungskettenmodelle gegeben. Im Folgenden ist eher die transiente Dynamik dieser Modelle relevant. Jedoch vermittelt das Verständnis der Gleichgewichtsdynamik auch eine gewisse Intuition für jene. Vor allem die gezeigten Trajektorien und Isoklinen der 2D-Modelle sind hier hilfreich. So geschieht die Annäherung an den stabilen Fixpunkt meist in Form einer gedämpften Oszillation, die transiente Dynamik ähnelt also einem Grenzzyklus.

5 Modellierung der Populationsdynamik von Rotlachsen

Im vorigen Kapitel wurde Populationsdynamik allgemein untersucht, das heißt die Modelle waren nicht darauf ausgelegt, die Eigenschaften bestimmter Tiere wiederzugeben. In diesem und den folgenden Kapiteln geht es dagegen speziell um die Dynamik kanadischer Rotlachse (*oncorhynchus nerka*). Wie bereits in der Einleitung erwähnt, wird in einigen Populationen dieser anadromen Wanderfische seit Jahrzehnten eine äußerst starke Oszillation mit einer Periode von vier Jahren gemessen. Dabei gibt es meist ein Jahr, in dem äußerst viele Fische laichen, danach einen deutlich schwächeren Jahrgang, und schließlich zwei extrem schwache. Die Anzahl laichender Lachse in einigen der Populationen aus dem Fraser River System ist in Abbildung 5.1 dargestellt. Durch Daten zur Konservenproduktion um den Beginn des 20. Jahrhunderts (Rounsefell et al. 1938), vereinzelt vorliegende Fangdaten aus dem 19. Jahrhundert und Überlieferungen der kanadischen Ureinwohner ist das Auftreten besonders vieler Rotlachse alle vier Jahre noch weitaus länger belegt. Die früheste schriftliche Erwähnung stammt vom Erkunder Mackenzie aus dem Jahr 1793 (Ward et al. 1964).

Guill et al. (2011a) vermuteten, dass die Oszillation durch Kopplung an einen Räuber in den Brutseen verursacht wird und stellten ein Modell auf, um diese Vermutung zu bestätigen. Die folgenden Teile dieser Arbeit beschäftigen sich mit Erweiterungen dieses Modells. Daher wird es in diesem Kapitel vorgestellt, und einige der Ergebnisse von Guill et al. (2011a) werden beschrieben. Außerdem wird auf eine Vereinfachung des Modells von drei zu zwei Spezies eingegangen (Guill et al. 2014). Schließlich werden einige Ergebnisse zur Modellierung verschiedener Fischereistrategien präsentiert. Zunächst wird jedoch ein kurzer Überblick über die Biologie der Rotlachse gegeben.

5.1 Biologie der Rotlachse

Um ein dynamisches Modell für eine Rotlachspopulation aufzustellen, sind Informationen über ihre Nahrung und ihre Fressfeinde und vor allem über ihren Lebenszyklus notwendig. Die folgende Beschreibung orientiert sich an Cohen (2012) und Pauley et al. (1989). Es geht vor allem um im Fraser River System laichende Lachse, jedoch ist der Lebenszyklus in anderen Gebieten sehr ähnlich.

Die Rotlachse verbringen den Großteil ihres Lebens im Meer, laichen jedoch im Kiesbett von Bächen und Flüssen, welche teilweise weit im Landesinneren liegen. Die Laichgebiete der Rotlachse an der nordamerikanischen Westküste reichen von Alaska bis nach Kalifornien. Die meisten Lachse laichen jedoch in Alaska (USA) und British Columbia (Kanada). Vor allem der durch Vancouver fließende Fraser River in British Columbia bietet vielen Lachsen Zugang zu ihren Laichgründen. Um zu diesen zu gelangen legen die geschlechtsreifen Lachse weite Strecken flussaufwärts zurück. Einige Tage nach Ablage des Laichs im Herbst sterben die Eltern, sie sind also semelpar. Während des Winters reifen die Eier. Die nach etwa fünf Monaten geschlüpften Junglachse verbringen zunächst noch einige weitere Wochen im Kies des Bachbetts. Erst wenn die Vorräte in ihrem Dottersack aufgebraucht sind schwimmen sie zur Nahrungssuche in einen nahegelegenen See. Die Junglachse sind nun etwa 3cm lang. Über 80% des Laichs wird bis zu diesem Zeitpunkt durch Umwelteinflüsse und Räuber zerstört.

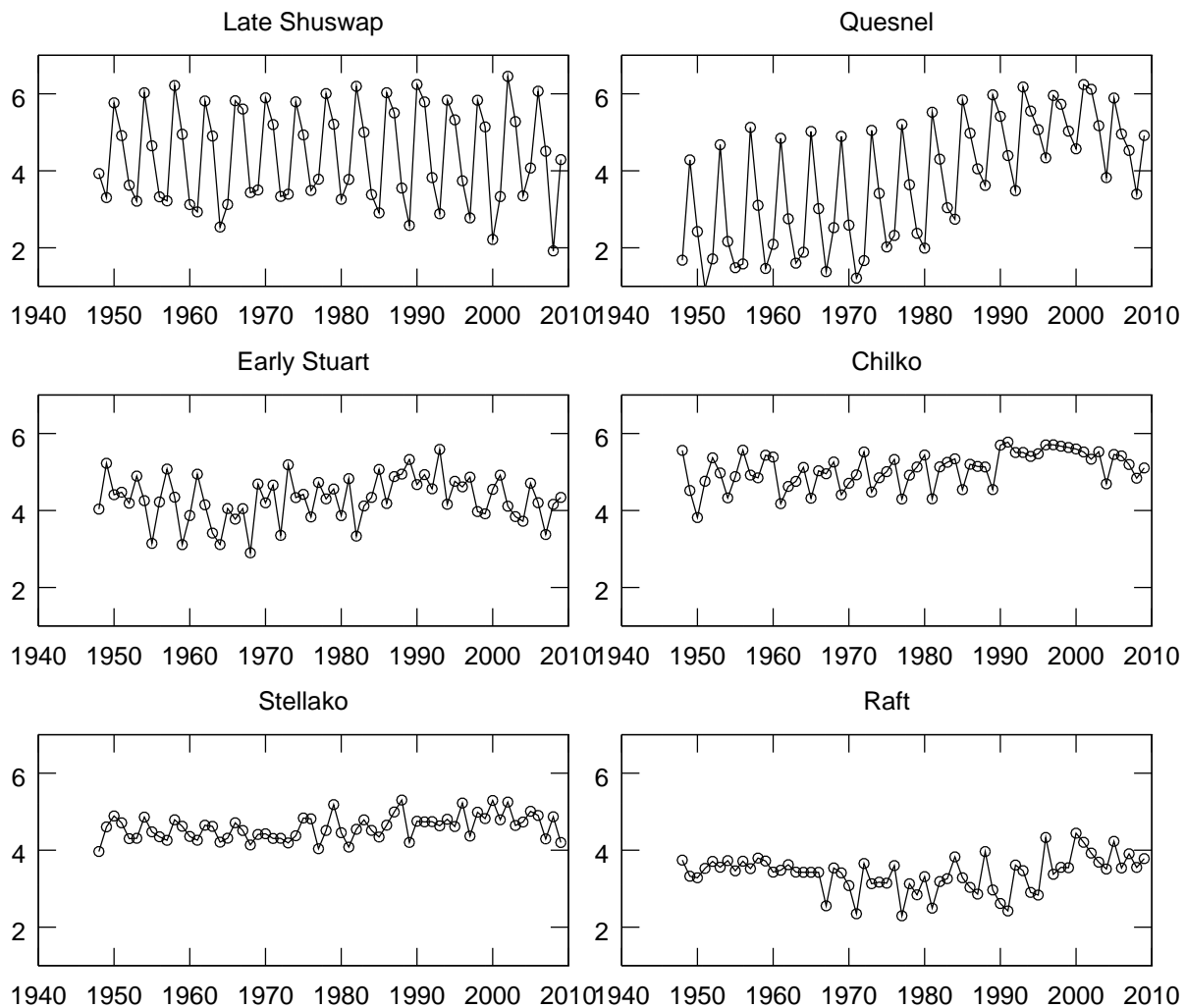


Abbildung 5.1: Anzahl laichender Lachse in verschiedenen Seen. Auf der x-Achse ist das Jahr aufgetragen, auf der y-Achse der Zehnerlogarithmus der Anzahl laichender Lachse.

Die Junglachse verbringen normalerweise etwa ein Jahr in den Brutseen. Sie ernähren sich dort von Zooplankton, beispielsweise Daphnien, einer Untergruppe der Wasserflöhe. Sie fressen vor allem während der Morgen- und Abenddämmerung, tagsüber halten sie sich zum Schutz vor Räubern in tieferen Wasserschichten auf. Sie bilden keine Schulen, sondern treten verteilt auf und konzentrieren sich vor allem in Gebieten mit großem Nahrungsangebot. Die Mortalität während des Jahres im See beträgt etwa 70%. Gefahren gehen in diesem Lebensstadium vor allem von Nahrungsmangel, Krankheiten, Umwelteinflüssen und Räubern aus. Die jungen Rotlachse werden von verschiedenen Räubern gejagt, beispielsweise im Shuswap Lake vor allem von Regenbogenforellen (*salmo gairdneri*), jedoch auch von anderen Fischarten und manchen Vögeln (Ward et al. 1964). Auch aus Quesnel Lake ist bekannt, dass junge Rotlachse ein wichtiger Teil der Nahrung der dortigen Regenbogenforellen sind (Sebastian et al. 2003). In beiden Seen laichen stark zyklische Lachspopulationen.

Im Frühling durchlaufen die einjährigen Junglachse eine physiologische Veränderung, welche notwendig ist, um in Salzwasser zu überleben. Sie schwimmen nun flussabwärts. Nach Erreichen der Mündung schwimmen die Lachse aus dem Fraser River normalerweise weiter entlang der Küste durch die Strait of Georgia und erreichen schließlich den Golf von Alaska. Über das Leben

der Rotlachse im Meer ist nur wenig bekannt. Von den die Seen verlassenden Lachsen erreichen jedoch nur etwa 10% die Geschlechtsreife.

Nach zwei oder manchmal drei Jahren im Meer kehren die Lachse zum Laichen an ihren Geburtsort zurück. Auf dem Weg vom offenen Meer zu den Flüssen sind die Lachse einem weiteren Risikofaktor ausgesetzt, der Fischerei. Diese ist komplexen Gesetzen und Richtlinien unterworfen, kann jedoch bis zu 60% der erwachsenen Lachse abschöpfen (Cohen 2012). Früher waren die Fangraten häufig noch höher. Die Lachse stellen während ihrer Reise flussaufwärts die Nahrungsaufnahme ein und können eine durchschnittliche Geschwindigkeit von bis zu 50km pro Tag erreichen. Während dieser strapaziösen Phase wird ihr Überleben vor allem durch zu hohe Wassertemperatur gefährdet (Farrell et al. 2008). In seltenen Fällen treten auch Blockaden der Migrationsroute auf.

Die wohl einflussreichste solche Blockade bestand von 1911 bis 1913 bei Hell's Gate und betraf alle im oberen Teil des Fraser River Systems laichenden Populationen. Sie brachte diese an den Rand der Ausrottung. Vor diesem einschneidenden Ereignis hatten die oszillierenden Rotlachspopulationen ihr Maximum vermutlich alle im gleichen Jahr (Ward et al. 1964). Mit der systematischen Zählung der einzelnen Populationen wurde jedoch erst später begonnen, daher lässt sich dies nicht mit Sicherheit sagen. Nach der Blockade konnten sich die Lachspopulationen langsam erholen, und einige bildeten wieder das Muster der zyklischen Dominanz aus. Die neu entstandenen Oszillationen sind jedoch nicht mehr in Phase. Abbildung 5.1 zeigt die zeitliche Entwicklung einiger Populationen. Shuswap, Quesnel und Early Stuart zeigen starke konsistente Oszillationen, in Chilko bricht eine zunächst vorhandene Oszillation plötzlich ab. Raft und Stellako zeigen nur schwache intermittente Oszillation. Dies ist auch in den meisten anderen Populationen der Fall, viele von ihnen sind jedoch relativ klein. In den großen Populationen sind Oszillationen stärker verbreitet.

5.2 Das Guill-Drossel-Modell

Christian Guill, Barbara Drossel und Eddy Carmack vermuteten, dass zyklische Dominanz durch Kopplung an einen Räuber, beispielsweise Regenbogenforellen, verursacht wird. Um dies zu überprüfen stellten sie ein Modell auf, welches den Lebenszyklus der Rotlachse und die Kopplung an einen Räuber im Brutsee enthält. Dieses ist tatsächlich in der Lage die gemessenen Zahlen laichender Lachse qualitativ gut zu reproduzieren (Guill et al. 2011a). Zunächst wird das Modell beschrieben, danach wird kurz auf seine Dynamik eingegangen und die ökologischen Schlussfolgerungen werden diskutiert.

5.2.1 Modellbeschreibung

Das Modell besteht aus zwei Komponenten: Die Wechselwirkung mit dem Räuber im Brutsee wird, wie in Kapitel 2 beschrieben, mittels gewöhnlicher Differentialgleichungen modelliert. Der Lebenszyklus der Lachse wird durch eine diskrete Abbildung wiedergegeben, welche die Dichte der Junglachse im Frühling aus der Dichte im Herbst vergangener Jahre bestimmt.

Der kontinuierliche Teil des Modells ist eine Nahrungskette aus drei Spezies – Zooplankton z , Junglachse s und Regenbogenforellen p – welche durch Beddington-De Angelis funktionelle Antwort gekoppelt sind. Das Zooplankton wächst logistisch mit maximaler Wachstumsrate r und Dichtebeschränkung K , Lachse und Forellen haben eine konstante Respirationsrate d . Die

funktionelle Antwort wurde jedoch in einer leicht anderen Weise parametrisiert als in Kapitel 2 beschrieben. Die Konkurrenzstärke ist unverändert durch c gegeben, die anderen beiden Parameter sind nun aber nicht mehr Angriffsrate und Handhabungszeit, sondern maximale Antwort und Halbsättigungsdichte in Abwesenheit von Konkurrenz. Das Maximum wird hier durch a und nicht mehr $1/h$ angegeben. Die Halbsättigungsdichten der funktionellen Antwort wurden außerdem auf eins gesetzt. Die Gleichungen sehen damit folgendermaßen aus:

$$\begin{aligned}\frac{dz_n}{dt} &= rz_n \left(1 - \frac{z_n}{K_n}\right) - a_{sz} \frac{z_n s_n}{1 + c_s s_n + z_n} \\ \frac{ds_n}{dt} &= \lambda a_{sz} \frac{z_n s_n}{1 + c_s s_n + z_n} - a_{ps} \frac{s_n p_n}{1 + c_p p_n + s_n} - d_s s_n \\ \frac{dp_n}{dt} &= \lambda a_{ps} \frac{s_n p_n}{1 + c_p p_n + s_n} - d_p p_n.\end{aligned}\tag{5.1}$$

Dieses System entspricht genau der Dreispezieskette mit Interferenzkonkurrenz, welche in Kapitel 4 ausführlich betrachtet wurde. Hier wird jedoch nur ein kurzer Zeitraum modelliert – vom Schlüpfen im Frühling bis zum Kälteinbruch im Herbst – so dass das System keine Zeit hat, sich seiner Gleichgewichtsdynamik anzunähern. Damit ist nun vor allem das Einschwingverhalten relevant.

Eigentlich soll aber die Populationsentwicklung im Laufe vieler Jahre dargestellt werden. Da die Lachse jedoch von Herbst bis Frühling überwintern und danach ins Meer schwimmen kann dies nicht wie bisher allein durch kontinuierliche Gleichungen geschehen.

Der Index n an den Biomassendichten gibt das Jahr an, und die Startwerte zur Zeit $t = 0$ jeden Jahres werden aus den Endwerten früherer Wachstumssaisons zur Zeit $t = T = 1$ bestimmt. Dies geschieht mit folgenden Gleichungen:

$$\begin{aligned}s_{n+1}(0) &= \gamma ((1 - \epsilon)s_{n-3}(T) + \epsilon s_{n-4}(T)) \\ z_{n+1}(0) &= K_{n+1} \\ p_{n+1}(0) &= p_n(T).\end{aligned}\tag{5.2}$$

Die Räuberichte p bleibt also durch den Winter unverändert und wird vom letzten Herbst übernommen. Das Plankton z startet durch die Planktonblüte im Frühling mit seiner Maximaldichte. Die Startdichte der Junglachse dagegen hängt davon ab, wie viele vier- und fünfjährigen Lachse in diesem Jahr laichen. Dabei laicht der Anteil $\epsilon = 0.1$ der Rotlachse erst im Alter von fünf Jahren, der Anteil $1 - \epsilon = 0.9$ bereits mit vier Jahren. Es gibt auch junge Männchen welche bereits im Alter von drei Jahren laichen, diese beeinflussen jedoch nicht die Menge der abgelegten Eier. Es wurde angenommen, dass die Zahl der erwachsenen Tiere linear von der Zahl der den See verlassenden Junglachse abhängt, und dass die Junglachsdichte zum Start der Saison linear von dieser Zahl der erwachsenen Tiere abhängt. Dies wird dadurch gerechtfertigt, dass die Lachse einer Population im Meer nicht zusammen bleiben, sondern sich wohl mit anderen vermischen. Die Überlebensrate im Meer hängt daher vermutlich nicht entscheidend von der Größe der eigenen Population ab. Es ist jedoch denkbar, dass hohe Konkurrenz im frühen Lebensstadium sich zum Beispiel auf die Körpergröße auswirkt, welche wiederum das spätere Überleben beeinflussen kann. Die Datenlage zu diesem Thema ist jedoch ehr schlecht. Daher schien es sinnvoll zur Modellierung die einfache lineare Variante zu wählen. Auch dass die Überlebensrate zeitlich

konstant ist stellt eine Vereinfachung dar. Auf die Auswirkungen stochastischer Störungen wird in Kapitel 7 ausführlich eingegangen.

Durch die Kadaver der nach dem Laichen verstorbenen Eltern werden Nährstoffe in den See eingebracht, weswegen die Maximaldichte des Planktons sich jedes Jahr ändert (Gende et al. 2002; Hume et al. 2005):

$$K_n = K_0 + \left(\psi \frac{s_n(0)}{\psi_0 + s_n(0)} \right). \quad (5.3)$$

Sie variiert von K_0 bis $K_0 + \psi$, je nachdem wie viele Lachse im aktuellen Jahr gelaicht haben.

Um die Populationsdynamik der Rotlachse zu beschreiben werden nun immer wieder zunächst die Differentialgleichungen, dann die diskrete Abbildung verwendet. Mathematisch gesehen entspricht dies einem diskreten dynamischen System (siehe Abschnitt 3.2). Die Anwendung des kontinuierlichen und des diskreten Modellteils in Folge kann insgesamt als eine einzige Abbildung aufgefasst werden. Jedoch ist diese nicht explizit angegeben, sondern teilweise implizit über die Differentialgleichungen definiert. Dies macht die analytische Behandlung schwierig, ist für die numerische Lösung des Systems jedoch unproblematisch. Die in Kapitel 4 benutzten numerischen Methoden zur Bifurkationsanalyse sind jedoch nur bei kontinuierlichen Systeme anwendbar.

Als Werte der Parameter wurden $\lambda = 0.85$, $a_{sz} = 10$, $a_{ps} = 1.6$, $c_s = 1$, $c_p = 0.2$, $d_s = 1$, $d_p = 0.16$, $r = 1$, $K_0 = 15$, $\psi = 10$, $\psi_0 = 2$, $\gamma = 0.4$, $\epsilon = 0.1$ verwendet. Sie wurden teilweise durch Messdaten begründet (Walters et al. 1987; Hume et al. 1996; Pauley et al. 1989), teilweise durch Wahl der Biomassen- und Zeiteinheiten festgesetzt und teilweise durch allometrische Überlegungen bestimmt (siehe Abschnitt 2.3 und Brown et al. 2004). Einige mussten auch mangels besserer Quellen auf Werte gesetzt, bei denen sie die Dynamik beeinflussen, jedoch nicht dominieren. Dies betrifft die Konkurrenzparameter c und die nicht explizit als Parameter auftretende auf eins gesetzte Handhabungszeit der Forellen.

5.2.2 Dynamik des Modells

Da teildiskrete Modelle sich der Betrachtung durch viele analytischen Methoden entziehen, wurde die Modelldynamik nur numerisch untersucht. Dazu wurden das soeben beschriebene und auch alle später eingeführten Modelle in der Programmiersprache C implementiert. Zur numerischen Lösung der Differentialgleichungen wurden Funktionen der frei verfügbaren GNU Scientific Library verwendet (GSL 1996). Meist wurde der von dieser bereitgestellte Runge-Kutta-Fehlberg Algorithmus benutzt. Auch diverse andere Funktionen dieser Bibliothek wurden verwendet, beispielsweise zur Erzeugung von Zufallszahlen. Mit den geschriebenen Programmen können Zeitreihen gemäß den in dieser Arbeit verwendeten Modellen erzeugt werden.

Die Dynamik des Systems wird im wesentlichen durch die in Abschnitt 3.2 angesprochene Neimark-Sacker-Bifurkation mit starker Resonanz bestimmt. Wird die Planktonkapazität K_0 variiert und alle anderen Parameter gleich gelassen, liegt bei kleinem K_0 ein Fixpunkt, bei mittlerem K_0 eine quasiperiodische Oszillation, und bei etwas höherem K_0 eine periodische Oszillation vor. Es können sowohl Perioden von vier als auch von zwei Jahren auftreten, die Periode vier ist jedoch weitaus häufiger. Daher wird auf den alternativen Attraktor mit Periode zwei in dieser Arbeit nicht weiter eingegangen. Die mathematischen Details können bei Guill et al. (2011b) nachgelesen werden. Ein Bifurkationsdiagramm, das einen Überblick über die Veränderungen

in der Dynamik bei Variation von K_0 gibt, ist in Abbildung 5.2 zu sehen. Je eine periodische und quasiperiodische Zeitreihe werden in Abbildung 5.3 gezeigt.

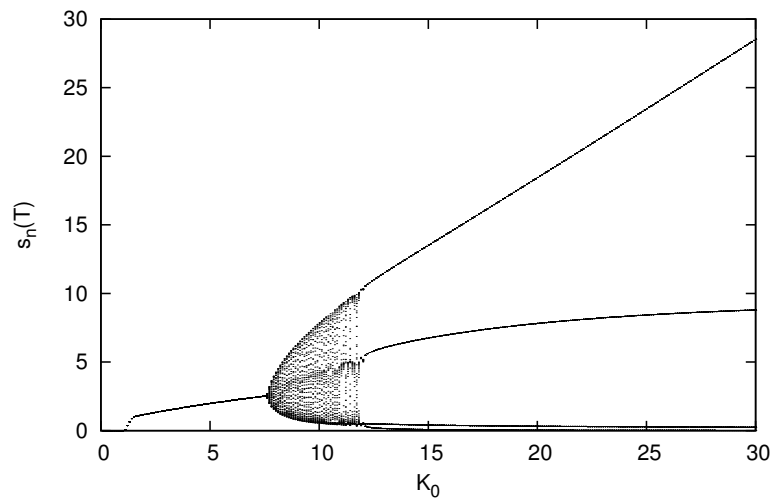


Abbildung 5.2: Bifurkationsdiagramm für das Guill-Drossel Modell mit 3 Spezies über den Parameter K_0 . Um dieses zu erstellen wurden Simulationen für verschiedene Werte von K_0 durchgeführt. Es wurde gewartet, bis die Dynamik sich einem Attraktor angenähert hat, und dann für 50 Jahre die Lachsbiomasse am Ende der Saison ausgegeben. Diese Werte wurden dann über K_0 aufgetragen. Kommt nur ein Wert vor liegt ein Fixpunkt vor, bei vier verschiedenen Werten Oszillation mit Periode vier. Bei quasiperiodischer Dynamik sind alle 50 Werte unterschiedlich. Bei sehr kleinem K_0 sterben die Lachse aus, da sie nicht genügend Nahrung finden. Bei etwa $K_0 = 1$ können sie überleben, die Forellen können jedoch erst ein wenig später ins System eintreten. Schließlich geschieht um $K_0 = 7.6$ die Neimark-Sacker-Bifurkation, die Biomassendichten beginnen quasiperiodisch zu oszillieren. Etwa bei $K_0 = 12$ setzt die starke Resonanz ein und die Periode rastet bei vier Jahren ein.

Wie dort zu sehen ist, ist das Oszillationsmuster sehr ähnlich wie das der Populationen in Quesnel Lake und Shuswap Lake: ein sehr starker Jahrgang, gefolgt von einem mittelstarken, und danach zwei sehr schwache Jahrgänge (siehe Abbildung 7.7). Da vom Saisonende zum Saisonbeginn vier Jahre später die Lachsbiomasse im diskreten Modellteil mit dem Faktor $\gamma = 0.4$ multipliziert wird, müssen die Lachse dies im kontinuierlichen Teil durch Wachstum kompensieren. Das bestätigt sich, wenn man die Biomassenentwicklung während der Saison betrachtet (siehe Abbildung 5.4). Im Frühling ist die Biomasse der Junglachse niedrig, ihnen steht jedoch ein großes Nahrungsangebot zur Verfügung. Dieses wird für schnelles Wachstum genutzt. Die Räuberbiomasse steigt in Jahren mit vielen Junglachsen, sie sinkt in Jahren mit wenigen.

5.2.3 Ökologische Interpretation

Das Modell zeigt bei hohem Nahrungsangebot zyklische Dominanz, bei niedrigem liegt ein Fixpunkt vor. Beide Fälle finden sich auch in der Natur (siehe Abbildung 5.1). Allerdings sind die

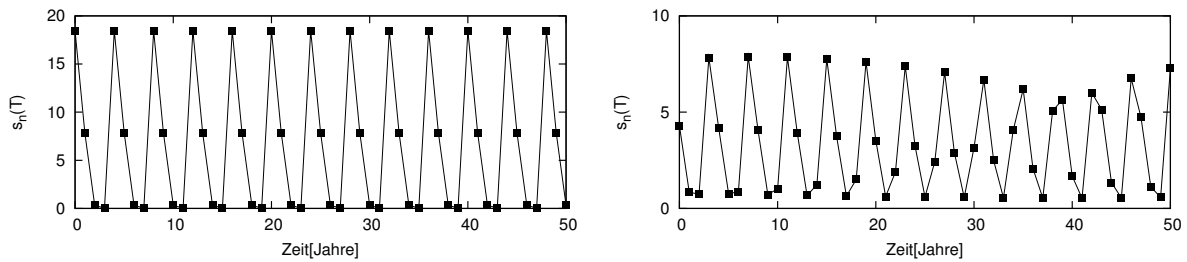


Abbildung 5.3: Zeitreihen aus dem Guill-Drossel Modell mit 3 Spezies. Im linken Bild ist $K_0 = 20$, dies ist der Fall zyklischer Dominanz. Im rechten Bild ist $K_0 = 10$ und es liegt eine quasiperiodische Oszillation vor.

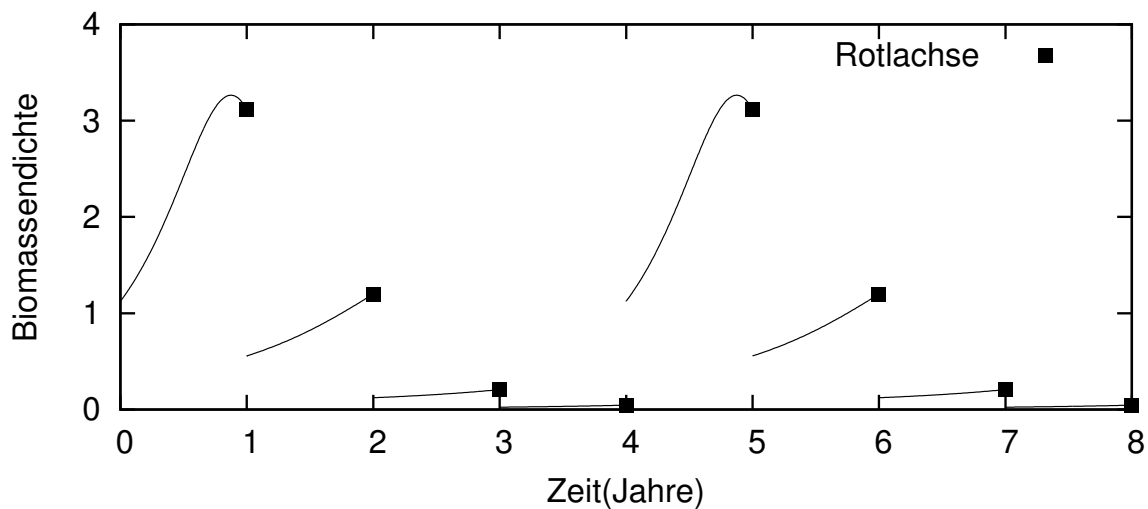


Abbildung 5.4: Zeitreihe einschließlich der Dynamik während der Saison aus dem Guill-Drossel Modell mit 3 Spezies. Es werden die Parameterwerte aus Abschnitt 5.2.1 verwendet.

Daten durch stochastische Störungen gestreut. Bei mittleren Werten zeigt das Modell quasiperiodische Oszillationen, welche in der Natur wohl nicht vorliegen – dies lässt sich wegen des Rauschens in den Daten jedoch nicht vollständig ausschließen. Das Modell ist somit in der Lage, die in der Natur beobachtete Dynamik zu reproduzieren. Dies ist ein starkes Argument für die Hypothese, dass zyklische Dominanz durch die Kopplung an einen Räuber verursacht wird.

Wird die Dynamik in Abhängigkeit aller Parameter betrachtet, lassen sich folgende Bedingungen für zyklische Dominanz ableiten (siehe auch Guill et al. 2014):

1. Gute Wachstumsbedingungen für die Junglachse
2. Starke Kopplung an den Räuber
3. Eine leichte Durchmischung der Jahrgänge

Diese Bedingungen wurden in allen in dieser Arbeit untersuchten Modellvarianten bestätigt. Daher werden ihre ökologischen Implikationen bereits an dieser Stelle diskutiert.

In den Seen mit starker zyklischer Dominanz müssten diese Bedingungen erfüllt sein, in den anderen Seen sollte wenigstens eine von ihnen verletzt werden. Eine gewisse Durchmischung

der Brutlinien liegt in allen Rotlachspopulationen vor. Bedingung drei ist also immer erfüllt. Die These, dass gute Wachstumsbedingungen für die Junglachse für zyklische Dominanz notwendig sind, wird relativ gut bestätigt: Die Populationen mit ausgeprägten Zyklen gehören zu den größten im Fraser River. Es gibt jedoch auch große Populationen ohne zyklische Dominanz. Im Chilko Lake brach die zyklische Dominanz sogar zugunsten konstant hoher Lachszahlen ab, nachdem der See stark gedüngt wurde. Dies ist jedoch kein Widerspruch. Eine starke Kopplung an einen Räuber kann nur vorliegen, wenn dieser von den Junglachsen stark abhängig ist. In nährstoffreichen Seen ist auch für den Räuber das Nahrungsangebot sehr reichhaltig, so dass die zweite Bedingung verletzt wird.

Sowohl in Shuswap Lake als auch in Quesnel Lake ist belegt, dass junge Rotlachse und Rotlachseier einen signifikanten Anteil der Nahrung von Regenbogenforellen darstellen (Ward et al. 1964; Sebastian et al. 2003). Die von den Forellen gefressenen Rotlachseier sind jedoch meist unbefruchtet oder abgestorben, so dass dies nur eine Kopplung in eine Richtung darstellt. Diese ist im Modell nicht enthalten. Auch das hier modellierte direkte Fressen von Junglachsen ist jedoch für die Forellen wichtig. In Pitt Lake liegt keine zyklische Dominanz vor, und es sind kaum Räuber vorhanden (Diewert et al. 1992). Bei anderen Seen sind mir keine Daten über die Fressfeinde der Junglachse bekannt. Verständlicherweise werden vor allem die Seen genauer untersucht, die eine große Menge der wirtschaftlich wichtigen Rotlachse hervorbringen.

Damit erfüllen zumindest zwei der stark oszillierenden Populationen die identifizierten Bedingungen. Ob andere Seen mit oszillierenden Populationen ebenfalls einen an die Rotlachse gekoppelten Räuber beheimaten und ob alle kaum oszillierenden Populationen eine der Bedingungen verletzen lässt sich anhand der aktuellen Datenlage leider nicht feststellen. Soweit überhaupt möglich wird jedoch Räuber-Beute-Interaktion in den Brutseen als Ursache der zyklischen Dominanz bestätigt.

5.3 Vereinfachung des Modells auf zwei Spezies

In ihrer Bachelorarbeit mit dem Titel “Einfluss verschiedener Modellierungsmöglichkeiten des Planktons auf die Dynamik eines Drei-Spezies-Modells” untersuchte Ruomin Hu verschiedene Varianten der Planktonmodellierung.

Ein Ansatz war, das Planktonwachstum nicht logistisch anzunehmen, sondern als Chemostat-Modell. Bei diesem wird nicht Wachstum durch biologische Vermehrung, sondern ein Zufluss mit fester Konzentration ins System angenommen. Dies führt zu wesentlich stärkerem Wachstum bei kleinen Planktondichten. Eine solche Situation ist gegeben, wenn das Plankton sich bei genügendem Nährstoffangebot fast beliebig schnell vermehren kann. Die tatsächliche Wachstumsrate hängt dann davon ab, wie schnell durch Umwälzung des Sees oder Zufluss neue Nährstoffe zur Verfügung gestellt werden. Da im Modell nur selten niedrige Planktondichten vorkommen zeigte sich, dass diese Änderung kaum Einfluss auf die Dynamik des Systems hat.

Es wurde auch eine explizite Modellierung des Phytoplanktons, welches dem Zooplankton als Nahrung dient, getestet. Das Zooplankton fungiert in dieser Variante als Räuber, das Phytoplankton nimmt die Rolle der Ressource ein. Für dieses wurde Chemostat-Wachstum verwendet. Beide Planktonarten starten im Frühling mit einer hohen Dichte. Auch dies hatte jedoch so gut wie keinen Einfluss auf die Dynamik. Die Planktodynamik scheint also im Modell nicht wichtig zu sein.

In der Natur wird kaum eine Veränderung der Planktondichte in starken Lachsjahrgängen festgestellt. Lediglich die Anzahl der Daphnien sinkt, da diese die bevorzugte Nahrung der

Junglachse sind. Sie können dann jedoch auf andere Beute ausweichen (Hume et al. 1996; Hyatt et al. 2011).

Jagd auf eine in konstanter Menge vorhandene Beute führt zu ähnlicher Dynamik wie logistisches Wachstum. Es ist daher möglich, das Zooplankton aus dem Modell zu eliminieren und einfach logistisches Wachstum für die Junglachse anzunehmen. Ein so vereinfachtes Modell wurde von Guill et al. (2014) veröffentlicht. In dieser Arbeit wird teilweise die ursprüngliche Version, teilweise die vereinfachte benutzt. Daher wird auch das Modell ohne Planktodynamik kurz vorgestellt.

Der generelle Aufbau bleibt gleich: es gibt wieder einen diskreten Teil für den Lebenszyklus der Lachse und einen kontinuierlichen für die Populationsdynamik in den Seen. Diese werden abwechselnd angewendet. Die kontinuierlichen Gleichungen sind ähnlich wie zuvor, beinhalten jedoch nur noch zwei Spezies, die Junglachse F und die Räuber P :

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}F_n(t) &= rF_n \left(1 - \frac{F_n}{K}\right) - f(F_n, P_n)P_n \\ \frac{d}{dt}P_n(t) &= \lambda f(F_n, P_n)P_n - dP_n,\end{aligned}\tag{5.4}$$

mit der maximalen Wachstumsrate r und Maximaldichte K für die Junglachse, und Sterberate d für die Räuber. Als funktionelle Antwort f wurde wieder die nach Beddington-De Angelis verwendet:

$$f(F_n, P_n) = \frac{IF_n}{B_0 + F_n + cP_n}.\tag{5.5}$$

I ist die maximale Fressrate, B_0 bezeichnet die Biomassendichte der Beute, bei der die Räuber in Abwesenheit von Konkurrenz mit der Hälfte der maximalen Rate fressen würden. Der Konkurrenzparameter wird weiterhin mit c bezeichnet.

In der veröffentlichten Version wurde die Abhängigkeit der Ressourcenkapazität von der Zahl laichender Lachse aus dem Modell gestrichen. Außerdem wird die Startbiomasse der Lachse nicht als unbeschränkt angenommen, sondern es gibt eine maximale Kapazität der Laichgründe K_S . Dies wird durch Beverton-Holt-Rekrutierung realisiert (Beverton et al. 1957). Als Zwischengröße taucht in den Gleichungen die Individuendichte S der laichenden Lachse auf. Zusätzlich wird nicht mehr angenommen, dass die Räuber den Winter unbeschadet überstehen, sie haben nun eine Überlebensrate s_w . Damit sind die diskreten Gleichungen definiert:

$$\begin{aligned}S_{n+1} &= a((1 - \epsilon)F_{n-3}(T) + \epsilon F_{n-4}(T)) \\ F_{n+1}(0) &= \frac{bS_{n+1}}{1 + \frac{bS_{n+1}}{K_S}} \\ P_{n+1}(0) &= s_w P_n(T).\end{aligned}\tag{5.6}$$

Abbildung 5.5 gibt einen Überblick über die Dynamik des Systems. In Tabelle 5.1 sind die verwendeten Parameterwerte aufgelistet. Diese sind nun nicht mehr einheitenlos. Es werden Tage als Zeiteinheit benutzt und die Biomassendichte wird in Gramm pro Quadratmeter Wasserfläche gemessen. Die Dynamik ist ähnlich wie im Dreispeziesmodell, und auch die bereits erwähnten Bedingungen für zyklische Dominanz sind die selben. Im Artikel von Guill et al. (2014) sind weitere Hintergrundinformationen zu finden. Die Parameterwerte werden biologisch begründet, und außerdem werden einige ökologische Szenarien wie zum Beispiel ein Temperaturanstieg betrachtet.

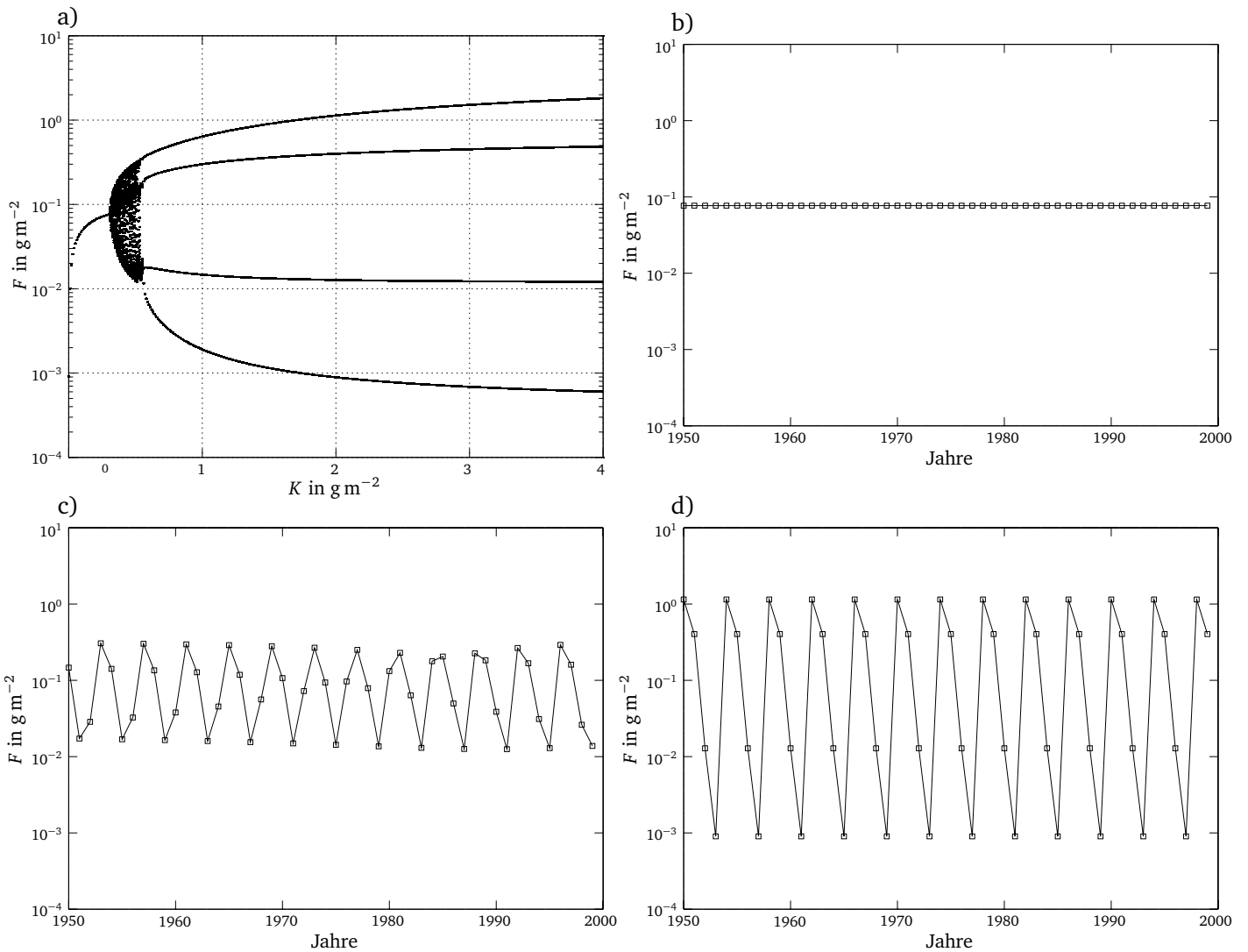


Abbildung 5.5: a) Bifurkationsdiagramm in Abhängigkeit des Parameters K . Die Abbildungen b) bis d) zeigen jeweils eine Zeitreihe aus den charakteristischen Bereichen des Diagramms. Verwendet wurden die Werte $K = 0.3 \text{ g m}^{-2}$, $K = 0.5 \text{ g m}^{-2}$ und $K = 2 \text{ g m}^{-2}$. (Wildner 2014)

Symbol	Parameter	Wert
T	Länge der Wachstumssaison	150 d
r	maximale Wachstumsrate der Junglachse	0.03 d^{-1}
K	Kapazität des Sees für Junglachse	2 g m^{-2}
λ	ökologische Effizienz der Räuber	0.85
d	Sterberate der Räuber	0.0046 d^{-1}
I	maximale Fressrate der Räuber	0.018 d^{-1}
B_0	Halbsättigungsdichte der Räuber	0.02 g m^{-2}
c	Konkurrenzkoeffizient der Räuber	0.5
s_w	Überwinterungsrate der Räuber	0.85
ϵ	Anteil der mit fünf Jahren laichenden Lachse	0.1
a	Umrechnungsfaktor von Biomassendichte in Individuendichte	0.01 g^{-1}
b	produzierte Junglachsbiomasse pro laichendem Lachs	12.8 g
K_S	Kapazität des Laichgrunds	0.1 g m^{-2}

Tabelle 5.1: Zusammenfassung der Standardwerte der im Modell verwendeten Parameter nach Guill et al. (2014).

5.4 Fischereiszenarien

In ihrer Bachelorarbeit “Fischerei an einem Räuber-Beute-Modell für wandernde Rotlachse aus dem Fraser River, British Columbia” betrachtete Barbara Hof die Auswirkungen verschiedener Fischereistategien für zyklische Lachspopulationen anhand des soeben vorgestellten vereinfachten Modells (Hof 2013). Dabei wurde angenommen, dass genau festgelegt werden kann, wie eine einzelne Population befischt wird. In der Realität sind die Anforderungen wesentlich komplexer, da Lachse verschiedener Populationen gleichzeitig wandern und beim Fischen nicht zwischen ihnen unterschieden werden kann. Einen Überblick über die gesetzliche Lage, Fischereitechniken und den komplexen Regulierungsprozess gibt Cohen (2012). Obwohl die realen Anforderungen noch wesentlich komplexer sind ist es wichtig, zunächst die Auswirkungen der Fischerei auf eine einzelne Population zu verstehen.

Es wurden verschiedene Strategien untersucht, sowohl auf ihren Ertrag hin, als auch hinsichtlich ihrer Auswirkungen auf die Dynamik und das Überleben der Rotlachse. Die einfachste ist das Fangen eines konstanten Anteils der Lachse. Bei Erhöhung der Fangquote sinkt die Forellenbiomasse, was den Lachsen ein besseres Wachstum ermöglicht. Dabei bleibt die Oszillation über den gesamten Bereich von Fangquoten erhalten, bis bei einer Quote von 95% die Forellen aussterben. Der Maximale Ertrag wurde bei einer Quote von 82% erreicht. Die Fischereibehörden genehmigen heutzutage Quoten von bis zu 60%.

Eine andere getestete Strategie ist die Festlegung eines Mindestertrags. Dabei werden bis zum Erreichen einer gewissen Fangmenge alle Lachse weggefischt, darüber hinaus dann ein Prozentsatz der übrigen. Ein ähnliches Szenario liegt real vor, da die First Nations genannten Ureinwohner von Kanada immer eine gewisse Menge Lachse zur Ernährung und für zeremonielle Zwecke fangen dürfen. Im Modell führt dies dazu, dass in den schwachen Jahren überhaupt keine Lachse mehr in die Seen kommen. Dies senkt die Forellenbiomasse und ermöglicht dem starken Jahrgang sehr gutes Wachstum. Jedoch ist auch ein Erhalt der Forellen ökonomisch erwünscht, da sie ein beliebtes Ziel für Sportfischer sind.

Wird immer eine gewisse Mindestzahl von Lachsen durchgelassen so führt dies zu quasiperiodischen Oszillationen. Auch eine differenzierte Befischung einzelner Jahrgänge wurde getestet. Interessant waren jedoch vor allem die Auswirkungen einer konstant vorhandenen alternativen Nahrungsquelle für die Forellen. Sind diese nicht mehr vollständig von den Junglachsen abhängig, so wird durch Fischerei die Forellendichte weniger stark gesenkt. Die stark dezimierten Lachse finden also nur leicht verbesserte Lebensumstände in den Brutseen vor und können bereits früher als ohne Zusatzbeute die Verluste durch Fischerei nicht mehr ausgleichen.

All dies zeigt, dass es zur Optimierung der Lachsfangquoten wichtig ist, die Ursachen für zyklische Dominanz zu kennen. Ist tatsächlich die starke Kopplung an einen Räuber für sie verantwortlich, so könnte diese bis zu einem gewissen Grad die Auswirkungen von Überfischung kompensieren. Allerdings werden die Probleme nur von den Rotlachsen auf den Räuber abgewälzt. Soll dieser erhalten werden, so muss dies auch beim Fang der Rotlachse berücksichtigt werden.

6 Erweiterung des Nahrungsnetzes

In den beiden bisher vorgestellten Modellen wurden Konkurrenten der Rotlachse vernachlässigt. Die Lachse teilen jedoch sowohl ihre Beute als auch ihre Räuber mit anderen Fischen. Und selbst selbst schwache Verbindungen zwischen Spezies können die Dynamik eines Systems stark beeinflussen (McCann et al. 1998; McCann 2000). Jedes interagierende Speziespaar kann als Oszillator gesehen werden, Kombinationen mehrerer Paare als gekoppelte Oszillatoren. Abhängig von Dämpfung, Stärke und Kopplung der Oszillatoren ergibt sich ein anderes Gesamtverhalten. Jede zusätzliche Verbindung kann daher große Auswirkungen auf die Dynamik haben.

In diesem Kapitel werden daher beide in Kapitel 5 vorgestellten Modelle um einen Konkurrenten der Rotlachse erweitert. Zunächst wird das ursprüngliche Modell mit Planktondynamik betrachtet, seine erweiterte Version ist unter dem Titel “Effect of introducing a competitor on cyclic dominance of sockeye salmon” veröffentlicht (Schmitt et al. 2014a). Im ursprünglichen Modell bilden die jungen Rotlachse die Mitte einer Nahrungskette aus drei Spezies. Ihnen wird ein Konkurrent zur Seite gestellt, welcher die selbe Nahrung frisst und auch vom selben Räuber gefressen wird. In seiner rein kontinuierlichen Variante ist dieses Modul hinreichend bekannt (Bascompte et al. 2005; Holt 1997). Oft stirbt eine der beiden Arten auf der mittleren Ebene aus, da sie entweder bei der Konkurrenz um Nahrung oder beim Vermeiden des Gefressenwerdens unterlegen ist. Nur unter besonderen Umständen können beide Arten überleben (Holt et al. 1994a; Holt et al. 1994b). Dies ist auch in der hier betrachteten speziellen Variante so; Koexistenz der Spezies ist nur in einem kleinen Parameterbereich möglich. An zwei Modellvarianten wird gezeigt, dass hier nicht die Konkurrenz um Nahrung dafür verantwortlich ist, sondern die indirekte Wechselwirkung durch den Räuber. Überleben alle Arten, so liegt zyklische Dominanz nicht mehr generisch vor wie im ursprünglichen Modell, sondern nur bei Parameterwerten, die zu einer geringen Dichte des Konkurrenten führen.

Da die Konkurrenz um Nahrung als nicht entscheidend für die Dynamik identifiziert wurde bietet es sich auch hier an, das Zooplankton im Modell nicht explizit zu berücksichtigen. Auf Basis der mit dem einfachen Modell gesammelten Erfahrungen wurde ein neues Modell entwickelt. Dieses berücksichtigt das Zooplankton nur in den Wachstumsraten der Lachse und des Konkurrenten, da diese es sich als Nahrungsquelle teilen. Es ist bekannt, dass die Forellen in den Brutseen in der Lage sind, Ressourcen opportunistisch auszunutzen (Sebastian et al. 2003). Daher wird adaptives Jagdverhalten mit ins Modell aufgenommen, welches die Koexistenz von Spezies fördert (Heckmann et al. 2012). Erwartungsgemäß ist das Überleben aller Spezies nun wesentlich wahrscheinlicher. Auch zyklische Dominanz kommt in einem sehr viel größeren Parameterbereich vor.

Abschließend wurde das zweite Modell speziell dem Lebenszyklus der Kokaneelachse angepasst. Diese sind eine nichtwandernde Variante der Rotlachse und ein möglicher Konkurrent. Sie verbringen ihr ganzes Leben in den Brutseen, laichen jedoch ebenfalls im Alter von etwa vier Jahren und sterben danach. Dies ist ein wichtiger Unterschied zur vorigen Modellvariante, bei der sich der Konkurrent mehrmals im Leben fortpflanzen kann. Um diesen Unterschied wiederzugeben wird der Konkurrent daher in vier Altersklassen aufgeteilt. Nimmt man an, dass der Räuber immer nur eine Art jagen kann, entweder Rotlachse oder genau eine der vier Altersklassen der Kokaneelachse, so ergibt sich eine relativ realitätsferne Modelldynamik. Unter der

Annahme, dass die Räuber sich nur zwischen der Jagd auf alle frisch geschlüpften Lachse oder alle älteren Lachse entscheiden müssen, so bleibt die Dynamik ähnlich wie ohne Altersklassen. Dies bestätigt, dass Konkurrenz durch Kokaneelachse vorliegen kann, ohne die zyklische Dominanz zu zerstören.

Fabian Fertig untersuchte bereits in seiner Masterarbeit mit dem Titel “Der Einfluss von Stadienstruktur auf die Populationsdynamik der Sockeye Lachse” Modelle mit einem stadienstrukturierten Räuber und Konkurrenten (Fertig 2011). Es zeigte sich im Wesentlichen, dass vor allem ein stadienstrukturierter Räuber zu einer wesentlich komplexeren Modelldynamik führt. Aber auch durch die Aufteilung des Konkurrenten in mehrere Altersklassen ergeben sich neue dynamische Phänomene. Umfangreiche Untersuchungen waren nötig, um diese neue Komplexitätsstufe der Dynamik zu verstehen. Diese werden hier jedoch nicht wiederholt. Das hier präsentierte Modell mit adaptivem Jagdverhalten ist durch von ihm gewonnene Erkenntnisse inspiriert und wurde von ihm mitentwickelt.

Zunächst wird jedoch das Modell ohne adaptives Jagdverhalten und ohne Altersklassen vorgestellt.

6.1 Modell ohne adaptives Jagdverhalten

In diesem Abschnitt geht es um das erste Modell mit Konkurrent. Es modelliert das Zooplankton explizit. Die Verteilung der Jagdanstrengung des Räubers ist fest, sie wird nicht den Dichten der Beutespezies angepasst. Es wird zuerst das Modell beschrieben und seine Dynamik diskutiert. Dann wird anhand zweier Modellvarianten gezeigt, dass die Konkurrenz um Nahrung die Dynamik nicht entscheidend beeinflusst. Schließlich wird kurz eine Variante betrachtet, in der das Jagdverhalten des Räubers auf einfache Weise von den Beutedichten abhängt.

6.1.1 Modellbeschreibung

Das hier diskutierte Modell ist eine direkte Erweiterung des in Abschnitt 5.2 eingeführten Dreispeziesmodells. Einige Parameter wurden jedoch an neue Erkenntnisse angepasst. Der Konkurrent k wird parallel zu den Rotlachsen s in die kontinuierlichen Gleichungen eingebaut:

$$\begin{aligned}
 \frac{d}{dt}z_n &= rz_n \left(1 - \frac{z_n}{K_n}\right) - f_{sz}(s_n, z_n)s_n - f_{kz}(k_n, z_n)k_n \\
 \frac{d}{dt}s_n &= \lambda f_{sz}(s_n, z_n)s_n - f_{ps}(p_n, s_n, k_n)p_n - d_s s_n \\
 \frac{d}{dt}k_n &= \lambda f_{kz}(k_n, z_n)k_n - f_{pk}(p_n, k_n, s_n)p_n - d_k k_n \\
 \frac{d}{dt}p_n &= \lambda (f_{ps}(p_n, s_n, k_n) + f_{pk}(p_n, k_n, s_n)) p_n - d_p p_n.
 \end{aligned} \tag{6.1}$$

Das Zooplankton z wächst logistisch, die Respirationsraten sind linear. Die verwendeten Parameterwerte weichen etwas von den in Abschnitt 5.2 beschriebenen ab. Die Zeitskala des Modells wird fixiert, indem die Saisonlänge t_{end} auf eins gesetzt wird. Auf dieser Skala ergibt sich für die maximale Wachstumsrate des Zooplanktons $r = 15$. Seine Maximaldichte K_n hängt wieder von der Zahl laichender Lachse ab, wie in Gleichung 6.3 definiert.

Sowohl Konkurrent als auch Rotlachse fressen das Zooplankton und werden vom Räuber p gefressen. Dies wird mit Beddington-De Angelis funktioneller Antwort implementiert. Diese enthält nun die Jagdanstrengungen ν , welche angeben, wie der Räuber seine Zeit auf verschiedene Jagdstrategien aufteilt. Sie gehen als Vorfaktor der Beutebiomasse ein, und zwar sowohl im Zähler der funktionellen Antwort, als auch im Nenner:

$$f_{xy} = \frac{\nu_{xy} a_x y_n}{1 + c_x x_n + \sum_i \nu_{xi} h_{xi} i_n}. \quad (6.2)$$

Wir nehmen an, dass die maximalen Fressraten a , die Stärken der Interferenzkonkurrenz c und die Respirationsraten d mit der Körpermasse $M^{-0.25}$ skalieren (Brown et al. 2004), und verwenden die Werte der Rotlachse als Basis: $d_s = 3$, $a_s = 12$ und $c_s = 0.8$. Mit der Körpermasse der Junglachse $M_s = 1\text{g}$, Räubermasse $M_p = 1.5\text{kg}$, und dem Massenverhältnis $m = M_k/M_s$ zwischen Konkurrent und Rotlachsen lassen sich die verbleibenden Raten berechnen. Das Massenverhältnis m wurde nicht festgelegt und ist ein freier Parameter des Modells. Da die Junglachse vermutlich eher am unteren Ende des Beutespektrums der sehr viel schwereren Forellen liegen betrachten wir nur den Fall $m > 1$.

Wie sonst auch wird die ökologische Effizienz $\lambda = 0.85$ verwendet. Die Jagdanstrengungen der Rotlachse und des Konkurrenten sind trivialerweise gleich eins, da sie nur eine Beuteart haben. Die Fressvorlieben der Forellen haben großen Einfluss auf die Modelldynamik, daher ist der auf den Konkurrenten verwendete Zeitanteil ν_{pk} ein weiterer freier Modellparameter. Mit der Annahme, dass nur eine Beuteart gleichzeitig gejagt werden kann, gilt $\nu_{ps} = 1 - \nu_{pk}$.

Die Handhabungszeit h_{sz} der Rotlachse wird durch umskalieren der Biomassen auf eins gesetzt. Für den Konkurrenten wird ebenfalls eine Handhabungszeit von eins angenommen, da er die selbe Beute frisst und vermutlich den Rotlachsen physiologisch ähnlich ist. Auch die Handhabungszeit h_{ps} des Räubers für die Rotlachse wird auf eins gesetzt. Der Konkurrent ist größer als die Rotlachse und es ist oft leichter, ein großes Stück Beute zu verwerten, als die selbe Menge vieler kleiner. Daher betrachten wir verschiedene Handhabungszeiten h_{pk} der Forellen für den Konkurrenten. Es wurden Werte von $h_{pk} = 1, 0.5$ und 0.1 verwendet. Die Ergebnisse für $h_{pk} = 0.5$ zeigen jedoch keine neuen Effekte, sondern liegen einfach nur zwischen den beiden anderen. Sie werden daher nicht gezeigt.

Wie zuvor werden die Startwerte für die kontinuierlichen Gleichungen aus den Werten am Ende früherer Saisons bestimmt. Die bereits bekannten Gleichungen sind unverändert geblieben, lediglich die Konkurrentendichte des letzten Jahres wird zusätzlich übernommen. Dies impliziert, dass der Konkurrent genau wie der Räuber nicht bei der Fortpflanzung stirbt, also iteropar ist.

$$\begin{aligned} s_{n+1}(0) &= \gamma((1 - \epsilon)s_{n-3}(t_{end}) + \epsilon s_{n-4}(t_{end})) \\ z_{n+1}(0) &= K_{n+1} \\ p_{n+1}(0) &= p_n(t_{end}) \\ k_{n+1}(0) &= k_n(t_{end}) \\ K_{n+1} &= K_0 + \left(\chi \frac{s_{n+1}(0)}{\chi_0 + s_{n+1}(0)} \right) \end{aligned} \quad (6.3)$$

Die verwendeten Parameter sind $\gamma = 0.1$, $\epsilon = 0.1$, $\chi = 20$ und $\chi_0 = 10$. Die maximal mögliche Zooplanktondichte hängt wieder von der Zahl laichender Lachse ab. Für das Basislevel K_0 wurden Werte von 20 und von 100 untersucht.

Die wichtigsten freien Parameter sind das Massenverhältnis m zwischen Konkurrent und Junglachsen, und der Zeitanteil ν_{pk} , den die Forellen mit der Jagd auf den Konkurrenten verbringen. Änderungen von m beschreiben eine Änderung der Art des Konkurrenten. Empirische Schätzungen für ν_{pk} liegen nicht vor, jedoch hängt der Parameter vermutlich davon ab, wieviel von welcher Beute gerade verfügbar ist. Dies wird jedoch erst in Abschnitt 6.2 betrachtet. Hier wird ν_{pk} als konstant angenommen. Ein weiterer Einfluss ist vermutlich das Größenverhältnis zwischen Räuber und Beute. Für die Parameter m und ν_{pk} wird ein breites Spektrum von Werten untersucht. Auch die Nährstoffmenge K_0 und die Handhabungszeit der Forellen für den Konkurrenten h_{pk} sind nicht ohne Weiteres festzulegen. Bei diesen werden nur zwei beziehungsweise drei verschiedene Werte betrachtet.

6.1.2 Dynamik

Koexistenz der Rotlachse mit dem Konkurrenten ist nur in einem schmalen Parameterbereich möglich. Falls beide Arten überleben, sind ihre durchschnittlichen Biomassendichten meist von der selben Größenordnung, während der Räuber generell abundanter als mit nur einer Beute ist. Abbildung 6.1 zeigt die drei häufigsten dynamischen Muster aus den Simulationen, in welchen alle vier Spezies überlebten. Diese sind bereits aus anderen Modellvarianten bekannt: Die Dichten laufen auf einen Fixpunkt, oszillieren quasiperiodisch, oder es liegt zyklische Dominanz vor. Zyklische Dominanz kann also in Anwesenheit eines Konkurrenten auftreten. In diesem Fall variiert nur die Biomasse der Rotlachse extrem, während die von Räuber und Konkurrent mit wesentlich kleinerer Amplitude oszillieren. Bei der quasiperiodischen Oszillation bei welcher die Maxima meist einen Abstand von vier Jahren haben ist die Amplitude der Rotlachse eher kleiner als bei zyklischer Dominanz.

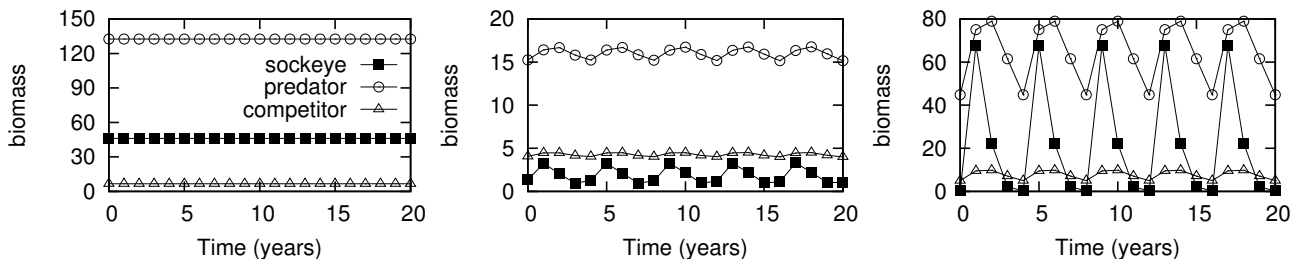


Abbildung 6.1: Beispielzeitreihen für die drei bereits aus dem Originalmodell bekannten Muster: Fixpunkt, quasiperiodische Oszillation und zyklische Dominanz. Die Diagramme zeigen die Biomassendichte am Saisonende. Die Parameter sind $K_0 = 100$, $h_{pk} = 1$, $\nu_{pk} = 0.4$, $m = 100$ (links), $K_0 = 20$, $h_{pk} = 0.1$, $\nu_{pk} = 0.27$, $m = 290$ (Mitte), und $K_0 = 100$, $h_{pk} = 0.1$, $\nu_{pk} = 0.25$, $m = 500$ (rechts).

Zusätzlich zu den Mustern, die bereits im Originalmodell auftreten, kann sich eine sehr langwellige Räuber-Beute-Oszillation entwickeln. Diese ist in Abbildung 6.2 gezeigt. Sie wird durch eine starke Kopplung des Räubers an den Konkurrenten verursacht. Da beide Spezies ihr gesamtes Leben im See verbringen, ist ihre Populationsdynamik ähnlich der in rein kontinuierlichen Modellen. Damit können die aus solchen Modellen bekannten klassischen Räuber-Beute-Oszillationen auftreten (siehe Kapitel 4 und Rosenzweig et al. 1963). In diesem Fall stellen die wandernden Rotlachse nur eine kleine Störung dar. Auch chaotische Dynamik wurde teilweise beobachtet, allerdings nicht in dem Parameterbereich, der in dieser Arbeit betrachtet wird.

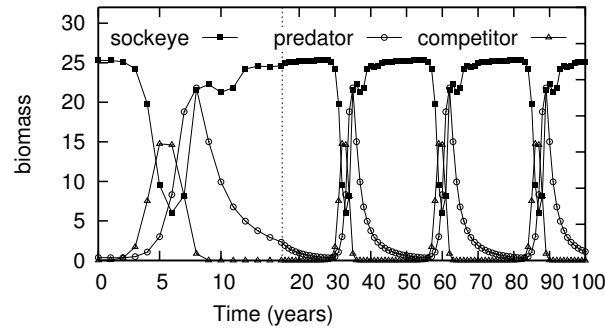


Abbildung 6.2: Zeitreihe der langwelligen Räuber-Beute-Oszillation, die auftritt wenn die Kopplung zwischen Räuber und Rotlachsen deutlich kleiner als die zwischen Räuber und Konkurrent ist. Man erkennt ein klassisches Ausbruchsmuster (Vergrößerung links). Dieses Muster tritt zum Beispiel bei $K_0 = 20$, $h_{pk} = 1$, $v_{pk} = 0.98$ und $m = 100$ auf. Die Oszillation ist quasiperiodisch.

Abbildung 6.3 zeigt Phasendiagramme, welche die vorliegenden dynamischen Muster in Abhängigkeit der Schlüsselparameter v_{pk} (Zeitanteil den der Räuber mit der Jagd auf den Konkurrenten k verbringt) und m (Körpermassenverhältnis zwischen Konkurrent und Rotlachsen) darstellen. In den vier Diagrammen wurden für unterschiedliche Werte von h_{pk} (Handhabungszeit des Räubers für den Konkurrenten) und K_0 (Nährstoffmenge im See) verwendet.

Fixpunkte und zyklische Dominanz sind häufiger als quasiperiodisches Verhalten. Zyklische Dominanz ist jedoch deutlich seltener als im Dreispeziesmodell, da die Kopplung des Räubers an die Junglachse durch die alternative Nahrungsquelle geschwächt wird. Außerdem frisst der Konkurrent ebenfalls Zooplankton, reduziert also die den Junglachsen zur Verfügung stehenden Nährstoffe. Im Originalmodell wurde gezeigt, dass Oszillationen nur bei ausreichendem Nahrungsangebot auftreten, die Reduktion des Nährstoffniveaus durch den Konkurrenten trägt also zur Seltenheit zyklischer Dominanz bei.

Bei allen betrachteten Werten von m ist Koexistenz aller vier Spezies möglich, unabhängig von den Werten von K_0 und h_{pk} . Die Jagdanstrengungen des Räubers v_{pk} und $v_{ps} = 1 - v_{pk}$ haben den größten Einfluss auf die Koexistenz. Der Wertebereich, in dem Koexistenz möglich ist, hängt von den anderen Parametern ab, bleibt aber generell recht schmal. Sein Zentrum liegt bei 25% der Zeit Jagd auf den Konkurrenten, 75% der Zeit Jagd auf die Rotlachse. Da die Forellen jedoch beispielsweise die größeren Kokaneelachse den Rotlachsen als Nahrung vorziehen (Sebastian et al. 2003) erscheint dieser Parameterbereich nicht unbedingt realistisch. Änderung anderer Parameter könnte sowohl diese Werte als auch die Breite des Koexistenzbereichs ändern. Jedoch ist Koexistenz in rautenförmigen Nahrungsnetzmodulen meist nicht generisch möglich. Eine qualitativ ähnliche Situation ist daher auch für andere Parameterwerte zu erwarten.

In dem Parameterbereich, in welchem die Rotlachse nicht überleben, läuft das Konkurrent-Räuber-System auf einen Fixpunkt. Wenn der Konkurrent ausstirbt, ist das Rotlachs-Räuber-System dem Modell ohne Konkurrent äquivalent, und eine Änderung von v_{pk} wirkt sich wie eine Änderung der Angriffsrate a_p aus. Wird die Simulation mit nur einer intermediären Spezies gestartet, also entweder Rotlachsen oder Konkurrent, können in beiden Varianten Oszillationen auftreten. Je nachdem welche Nahrungskette betrachtet wird, passiert dies jedoch in unterschiedlichen Parameterbereichen, welche sich nur geringfügig überlappen. Es zeigt sich, dass bei Initialisierung des Modells mit allen vier Spezies üblicherweise die ausstirbt, welche in

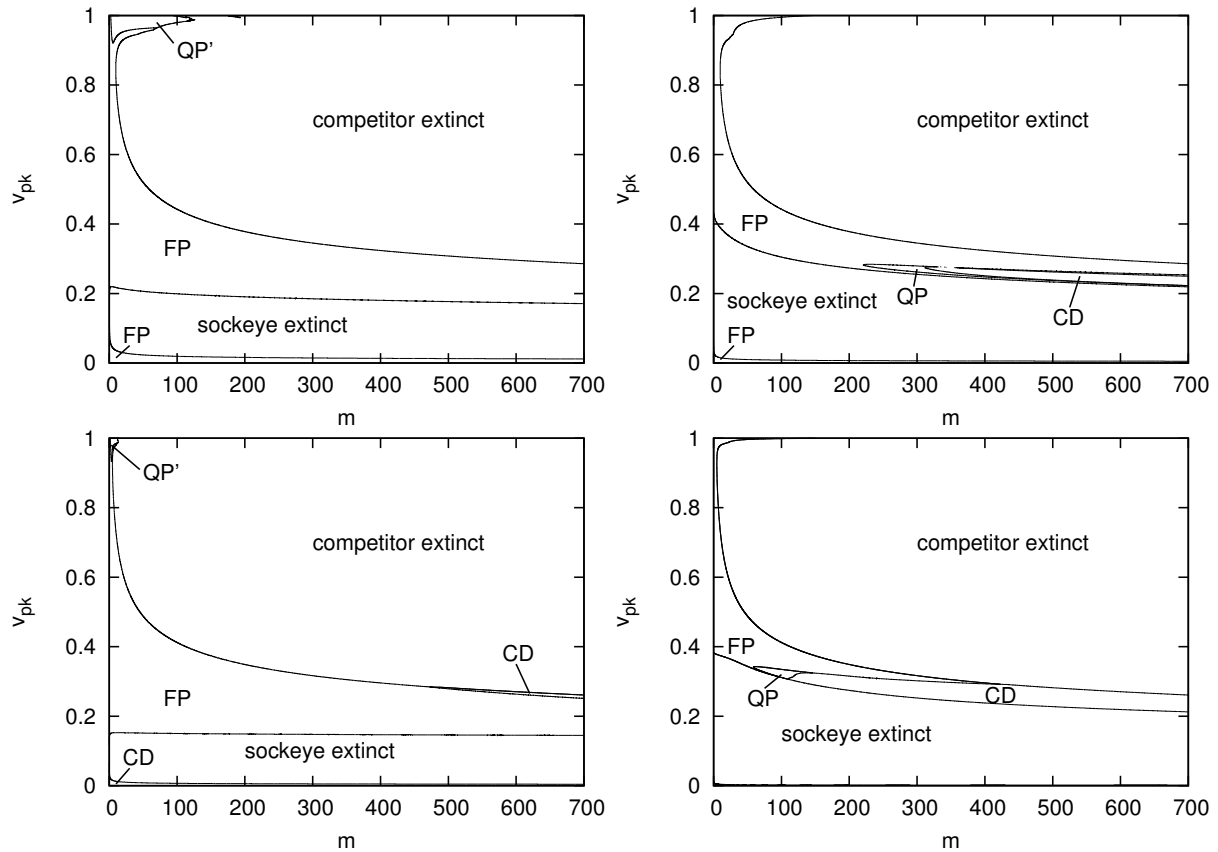


Abbildung 6.3: Phasendiagramme, welche die Langzeitdynamik des Systems in Abhängigkeit des Massenverhältnis m zwischen Konkurrent und Rotlachsen und der auf den Konkurrenten gerichteten Jagdanstrengung v_{pk} des Räubers zeigen. Zeitreihen für FP (Fixpunkt), CD (cyclic dominance) und QP (quasiperiodische Oszillation) sind in Abbildung 6.1 zu sehen. Die Gebiete QP' enthalten quasiperiodische Oszillationen vom Ausbruchstyp, wie in Abbildung 6.2 gezeigt. Das Nährstoffniveau K_0 ist 20 in der oberen Zeile, 100 in der unteren. Links ist die Handhabungszeit h_{pk} des Räubers für den Konkurrenten gleich eins, rechts ist sie 0.1.

Abwesenheit der anderen intermediären Spezies oszillieren würde. In den Bereichen wo eine Spezies ausstirbt liegt also üblicherweise Fixpunktdynamik vor.

Eine Reduktion der Handhabungszeit für den Konkurrenten h_{pk} und einer Erhöhung des Nährstoffniveaus K_0 wirken sich ähnlich aus: Der Koexistenzbereich wird kleiner, aber zyklische Dominanz häufiger. Wird h_{pk} gesenkt, so kann der Räuber nicht nur den Konkurrenten effizienter jagen, sondern auch die Rotlachse. Weniger Zeit, die mit dem Verarbeiten einer Nahrungsquelle verbracht wird, bedeutet mehr Zeit zur Jagd auf beide Beuten. Der Erhöhte Prädationsdruck erschwert beiden Beuten das Überleben, aber verstärkt auch die Kopplung zwischen Räuber und Rotlachsen. Dies führt dazu, dass in einem größeren Wertebereich der anderen Parameter zyklische Dominanz auftritt. Erhöhung von K_0 macht zyklische Dominanz aus den gleichen Gründen wie im Originalmodell wahrscheinlicher: Nur wenn der See zu Spitzenzeiten eine sehr große Zahl von Lachsen versorgen kann, sind Oszillationen überhaupt möglich.

Abbildung 6.3 zeigt, dass für Werte von ν_{pk} sehr nahe am Minimalwert null oder Maximalwert eins ein kleiner Streifen existiert, in dem alle vier Spezies überleben. Das geschieht, obwohl in nur geringfügig größerer Entfernung von den Wertegrenzen eine der intermediären Spezies ausstirbt. Dies kann folgendermaßen erklärt werden: Bei großen Werten von ν_{pk} frisst der Räuber hauptsächlich den Konkurrenten. Dies führt zu dem großen Bereich, in welchem dieser ausstirbt. Einerseits ist er selbst erhöhtem Prädationsdruck ausgesetzt, andererseits steht ihm auch weniger Nahrung zur Verfügung, da die Rotlachse bei geringerer Prädation immer höhere Biomasse aufbauen können. Die Rotlachse sind jedoch noch immer ein wichtiger Bestandteil der Nahrung des Räubers. Wird ν_{pk} weiter erhöht nimmt dieser immer weniger Nahrung von den Rotlachsen auf und seine Biomasse sinkt. Ist ν_{pk} fast eins ist der Einfluss der hohen Rotlachsdichte auf den Räuber vernachlässigbar. In einem System ohne Rotlachse könnte der Konkurrent überleben, und bei genügend schwacher Kopplung des Räubers an die Rotlachse ist dies ebenfalls der Fall. Die selbe Argumentation lässt sich auch auf den Fall $\nu_{pk} \sim 0$ anwenden, es müssen nur die Rollen der intermediären Spezies vertauscht werden. Die Richtigkeit dieser Argumente wird von Simulationen bestätigt, diese zeigen die vorhergesagten Trends der Räuberichte.

Es ist zu beachten, dass dieses Koexistenzszenario für ν_{pk} sehr nahe bei null oder eins für einen nicht spezialisierten Räuber unrealistisch ist. Dieser würde einfach die Nahrung fressen die gerade da ist.

Als letzten Punkt betrachten wir den Fall, dass die Dichte des Konkurrenten klein bleibt. Die Effekte seiner Anwesenheit im See können dann vernachlässigt werden. Die Dichten der anderen Spezies sind liegen nahe an denen des ursprünglichen Modells ohne Konkurrent. Da die Parameterwerte so gewählt wurden, dass der Konkurrent eine lebensfähige Spezies ist und in Abwesenheit von Räubern eine signifikante Dichte aufbauen kann, tritt dieser Fall nur ein, wenn der Konkurrent durch Prädation an den Rand des Aussterbens gebracht wird. Dies passiert beispielsweise in dem kleinen Bereich zyklischer Dominanz bei $K_0 = 100$, $h_{pk} = 1$. Ein anderer Weg die Dichte des Konkurrenten klein zu halten ist, seinen Konkurrenzparameter deutlich zu erhöhen. Es könnte auch eine Dichtebeschränkung wie in Kapitel 4 eingeführt werden. Dies repräsentiert einen Konkurrenten, dessen Population zum Beispiel durch das Fehlen von Laichplätzen eingeschränkt ist. Ein so begrenzter Konkurrent könnte mit den Rotlachsen koexistieren ohne die zyklische Dominanz zu zerstören.

6.1.3 Modellvarianten

Insgesamt muss man sagen, dass dieses Modell nur ungenügend in der Lage ist, die real beobachtete Populationsdynamik zu reproduzieren. Zwar kommen je nach Parametern beide in der Natur beobachteten dynamischen Muster vor, jedoch koexistieren die Rotlachse in allen Brutseen mit anderen Fischarten. Koexistenz tritt hier jedoch nur in einem sehr begrenzten Parameterbereich auf. Um ein besseres Modell zu entwickeln bleibt zu klären, woran dies liegt. Es kann einerseits die Konkurrenz um Beute verantwortlich sein (direkte Konkurrenz), andererseits die durch den Räuber vermittelte indirekte Wechselwirkung. Die hier betrachtete Wechselwirkung wird als anscheinende Konkurrenz bezeichnet (Holt 1977), es sind jedoch prinzipiell auch andere indirekte Interaktionen möglich (Bate et al. 2012).

Um die Hauptursache zu identifizieren, wurden drei einfache Modifikationen des Modells betrachtet. In der ersten Variante wurde für jede der intermediären Spezies eine eigene Ressource eingeführt, so dass die Konkurrenz um Nahrung eliminiert wurde. Auch in der zweiten Variante gibt es keine Konkurrenz um Nahrung: In dieser wird eine konstant maximale Zooplanktondichte angenommen. Beide Maßnahmen vergrößern den Koexistenzbereich nur geringfügig, womit direkte Konkurrenz als Ursache ausgeschlossen ist.

In der dritten Variante wird eine sehr einfache Art des adaptiven Jagdverhaltens implementiert, welche ohne zusätzliche dynamische Gleichungen auskommt. Bei dieser entspricht die Verteilung der Jagdanstrengung des Räubers auf die beiden Spezies immer ihrem Anteil an der Gesamtbiomassendichte. Dies führt zu universeller Koexistenz, jedoch liegt nun immer Fixpunktdynamik vor. Damit ist die anscheinende Konkurrenz als Ursache der fehlenden Koexistenz identifiziert, was die Grundlage für ein verbessertes Modell liefert.

Ausschalten der direkten Konkurrenz

In der ersten Variante wird in den kontinuierlichen Teil des Modells eine zweite Ressource eingefügt. Diese wächst ebenfalls logistisch, ihr Maximalwert vereinfacht als konstant angenommen. Beide Ressourcen starten mit maximaler Dichte. Die Rotlachse fressen nur die ursprünglich im Modell enthaltene Ressource, der Konkurrent frisst nur die neue Ressource. Die Gleichungen werden hier nicht angegeben.

Verglichen mit dem vorigen Modell ändert sich sehr wenig. Der Koexistenzbereich ist geringfügig größer, und zyklische Dominanz ist ein wenig häufiger. Ein Phasendiagramm ist in Abbildung 6.4 links gezeigt.

In der zweiten Variante wird, statt eine weitere Gleichung hinzuzufügen, eine eliminiert. Die Zooplanktondichte wird als zeitlich konstant angenommen und einfach auf ihren Maximalwert K_n gesetzt. In den Simulationen des vollen Modells ist am Saisonende normalerweise – selbst in starken Lachsjahrgängen – noch mehr als die Hälfte der maximalen Planktondichte vorhanden. Wie bereits im vorigen Kapitel, bei der Einführung des vereinfachten Modells ohne Zooplankton, erwähnt ist dies auch in der Natur der Fall (Hume et al. 1996; Hyatt et al. 2011).

Auch dies vergrößert den Koexistenzbereich nur geringfügig und sorgt für etwas häufigere zyklische Dominanz. Dies liegt daran, dass vor allem den starken Jahrgängen etwas mehr Nahrung zur Verfügung steht. Ein Phasendiagramm ist in Abbildung 6.4 zu sehen.

Die direkte Konkurrenz, also die Wechselwirkung der Rotlachse mit dem Konkurrenten durch Fressen der selben Nahrung, fällt in beiden Modellvarianten weg. Dies führt zu etwas mehr

Koexistenz, jedoch ist diese noch immer nicht universell wie in der Natur. Direkte Konkurrenz beeinflusst zwar die Dynamik, ist jedoch nicht die Ursache der fehlenden Koexistenz.

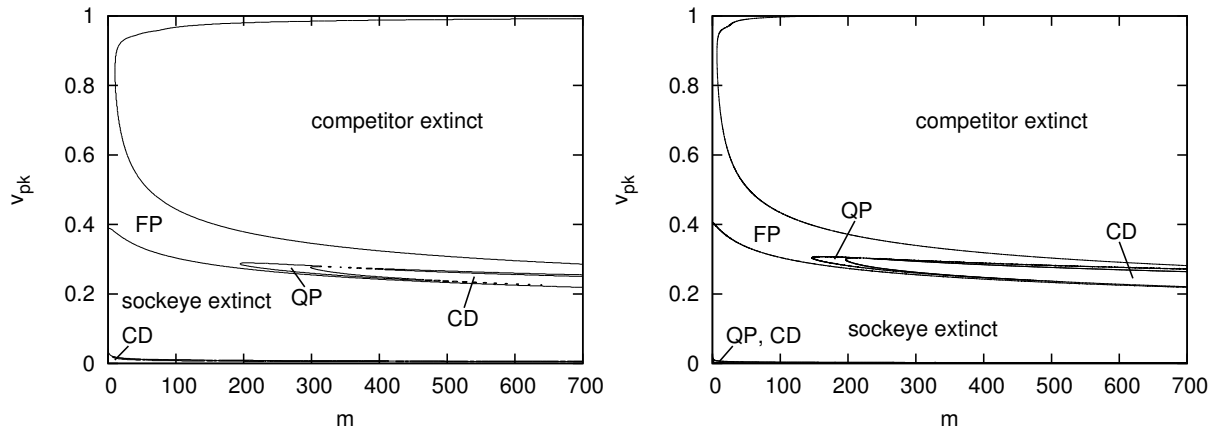


Abbildung 6.4: Phasendiagramm des Langzeitverhaltes in den Modellvarianten ohne direkte Konkurrenz. In beiden Bildern gilt $K_0 = 20$ und $h_{pk} = 0.1$. Links ist die Variante mit zwei verschiedenen Ressourcen gezeigt. Die Maximaldichte der zweiten Ressource ist 20. Rechts gibt es nur eine Ressource, diese hat jedoch permanent ihre maximale Dichte K_n .

Dichteabhängige Jagdanstrengungen

Die Annahme, dass die Forellen ihre Jagdanstrengungen nicht an die vorhandenen Beutedichten anpassen, ist nicht realistisch (Sebastian et al. 2003). Adaptives Jagdverhalten mildert außerdem die Auswirkungen der anscheinenden Konkurrenz. Adaptives Jagdverhalten mit verzögerter Anpassung wurde in Abschnitt 2.4 beschrieben, hier wird jedoch stattdessen eine äußerst einfache Version in das Modell eingebaut:

$$v_{pk} = \frac{k_n}{k_n + s_n}. \quad (6.4)$$

Die Lachse verteilen ihre Jagdanstrengungen also genau so wie die Beutedichten verteilt sind, verbringen also mehr Zeit mit der Jagd auf die häufigere Beute. Diese Anpassung geschieht instantan.

Dies führt zu universeller Koexistenz aller vier Spezies, da ein Aussterben mit der hier betrachteten Variante des adaptiven Jagdverhaltens kaum möglich ist. Sobald eine Art dem Aussterben nahe kommt, wird sie auch fast wie nicht mehr gefressen. Ähnliche Varianten mit instantaner Anpassung führten zum gleichen Ergebnis. Sie alle bewirkten außerdem, dass keine Oszillationen mehr auftraten. Die sofortige Anpassung des Räubers an erhöhte Biomassendichten dämpft Schwingungen sehr stark.

Damit wurde gezeigt, dass anscheinende Konkurrenz, also die durch einen gemeinsamen Fressfeind entstehende Wechselwirkung, das Aussterben der intermediären Spezies verursacht.

6.2 Modell mit adaptivem Jagdverhalten

Da das zuvor gezeigte Modell die in der Natur beobachteten Phänomene nur unzureichend wiedergibt, wurde auf Basis der bisher gesammelten Erfahrungen ein neues entworfen. Die zuvor getestete instantane Version von adaptivem Jagdverhalten ermöglicht universelle Koexistenz der Rotlachse mit einem Konkurrenten, verhindert jedoch auch das Auftreten von Oszillationen, welche in der Natur beobachtet werden. Daher ist es nötig die in Abschnitt 2.4 vorgestellte komplexere nicht-instantane Variante der Anpassung zu verwenden. Außerdem hat sich genau wie in der Version ohne Konkurrent gezeigt, dass eine explizite Modellierung des Zooplanktons die Dynamik kaum beeinflusst. Im neuen Modell kommt daher das Plankton nicht mehr direkt vor.

Fabian Fertig betrachtete in seiner Masterarbeit “Der Einfluss von Stadienstruktur auf die Populationsdynamik der Sockeye Lachse” (Fertig 2011) einige Modellvarianten mit Stadienstruktur für Räuber und Konkurrent. Der Konkurrent wurde dabei an die Kokaneelachse angelehnt als semelpar angenommen, vermehrt sich also nur einmal im Alter von vier Jahren und stirbt danach. Um dies wiederzugeben wurden Altersklassen eingeführt. Diese sind ähnlich wie der Lebenszyklus der Rotlachse implementiert, es leben jedoch alle Altersklassen im See.

Der Räuber wurde – angelehnt an die Regenbogenforellen – iteropar modelliert. Dazu wurde er in ein geschlechtsreifes Stadium und ein oder zwei juvenile Stadien eingeteilt. Diese sind nicht durch ihr Alter, sondern durch ihre Körpermasse definiert. Das adulte Stadium verwendet aufgenommene Biomasse, die nicht zum Lebenserhalt notwendig ist, um sich zu vermehren. Diese Biomasse wird dadurch dem untersten Stadium zugeführt. Die juvenilen Fische wiederum erhöhen durch überschüssige Nahrungsaufnahme ihre Körpermasse und reifen so ins nächste Stadium. Es zeigte sich, dass jede dieser Modifikationen zu neuen dynamischen Mustern führen kann. In Kombination erwies sich die Komplexität als nicht überschaubar.

Bei der Konzeption des neuen Modells wurden dennoch beide Ansätze mit einbezogen. Stadien für Konkurrent und Räuber sind jedoch jeweils optional. Da bisher keine ökologisch interpretierbaren Ergebnisse mit Altersklassen des Räubers erzielt wurden, wird diese Modellkomponente hier nicht beschrieben und auch nicht weiter behandelt. Für den Konkurrenten werden jedoch eine iteropare Variante ohne Altersklassen und eine semelpare Variante mit Altersklassen untersucht.

6.2.1 Modellbeschreibung

Dieses Modell besteht wie die bisherigen aus einem diskreten und einem kontinuierlichen Teil. Das Nahrungsnetz im Brutsee enthält in seiner einfachsten Variante die Rotlachsen S_0 , einem Konkurrenten S_1 , und optional noch weiteren Größenklassen S_i des Konkurrenten. Außerdem gibt es einen Räuber P , welcher in Größenklassen P_i aufgeteilt werden kann. In dieser Arbeit wird keine Unterteilung vorgenommen, es gibt also nur den Räuber P_1 . Das Nahrungsnetz wird mit den folgenden Gleichungen modelliert:

$$\frac{dS_i}{dt} = r_i S_i \left(1 - \frac{\sum_k \alpha_{ik} S_k}{K_i} \right) - \sum_j f_{ji} P_j \quad (6.5)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = \lambda \sum_j f_{ij} P_j - d_i P_i \quad (6.6)$$

Diese sind auch für mehrere Altersklassen des Konkurrenten gültig, nur zur Darstellung von Räuberklassen müssten sie modifiziert werden. Rotlachse und Konkurrent ernähren sich von Zooplankton und wachsen logistisch mit maximaler Wachstumsrate r_i bis zur Maximaldichte K_i . Diese ist nun unabhängig von der Anzahl der laichenden Lachse. Da die Beutespezies teilweise die selbe Nahrung fressen, besteht eine gewisse Konkurrenz α_{ik} zwischen ihnen. Die Räuber verlieren Biomasse mit der Respirationsrate d_i .

Der Räuber frisst beide Beuten mit Beddington-De Angelis funktioneller Antwort und ökologischer Effizienz $\lambda = 0.85$.

$$f_{ij}(S, P) = \frac{1}{M_i} \frac{v_{ij} a_{ij} S_j}{1 + \sum_k c P_k + \sum_l h_{il} v_{il} a_{il} S_l} \quad (6.7)$$

Die Parameter der funktionellen Antwort sind die mittlere Räubermasse M_i , die Angriffsrate a_{ij} von Räuber i auf Beute j , die Handhabungszeit h_{ij} und der Konkurrenzparameter c . Die Jagdanstrengungen werden gemäß den Parametern v_{ij} aufgeteilt. Die jungen Rotlachse und die größeren Kokaneelachse halten sich in verschiedenen Wassertiefen auf und können nicht gleichzeitig gejagt werden, daher summieren sich die v_i zu eins auf. Diese Annahme wird für den iteroparen Konkurrenten ebenfalls getroffen.

Außerdem passen die Forellen in diesem Modell ihr Jagdverhalten an die Beutedichten an. Dies geschieht nicht instantan, sondern wird mittels der Replikatorgleichung modelliert, wie in Abschnitt 2.4 beschrieben:

$$\frac{dv_{ij}}{dt} = \kappa v_{ij} \left(\frac{\partial G_i}{\partial v_{ij}} - \sum_k v_{ik} \frac{\partial G_i}{\partial v_{ik}} \right) \quad (6.8)$$

$G_i = \lambda \sum_j f_{ij}$ ist die Wachstumsrate der Forellen. Der Parameter κ bestimmt die Geschwindigkeit der Anpassung.

Um flexibel zwischen der Beschreibung mit und ohne Alters- und Größenklassen wechseln zu können, wurde bei der Parameterwahl in großem Umfang auf allometrische Skalierung zurückgegriffen. Jede Spezies beziehungsweise Klasse wird nur durch ihre Körpermasse beschrieben (m_i für die Beuten, M für den Räuber). Alle anderen Parameter werden anhand gewisser Basisparameter aus dieser berechnet, die Skalierungsrelationen sind in Tabelle 6.1 aufgelistet.

Parameter	Skalierung
r_i	$r m_i^{-0.25}$
K_i	$K m_i^{0.25}$
α_{ik}	$\alpha (m_i / m_k)^{0.25}$
α_{ii}	1
d_i	$d M_i^{-0.25}$
a_{ij}	$a m_j^{\beta \frac{M_i}{m_j}} \exp \left(\delta \frac{M_i}{m_j} \right)$
h_{ij}	$h M_i^{\chi_P} \frac{m_j^{\chi_S}}{m_j}$

Tabelle 6.1: Körpermassenbasierte Skalierungsrelationen zwischen speziesspezifischen Parametern und Basisparametern.

Der Exponent -0.25 ist ein etablierter Standardwert (siehe Abschnitt 2.3). Er wird für r_i , K_i und d_i verwendet. Die Skalierung der intraspezifische Konkurrenz wurde so gewählt, dass eine Spezies, welche die Hälfte ihrer Maximalkapazität ausnutzt, andere im Maße deren halber Maximalkapazität beeinflusst. Fressen alle Beutespezies die selbe Nahrung, und eine von ihnen frisst die Hälfte weg, so ist für die anderen also nur noch die Hälfte übrig, unabhängig von den Maximalkapazitäten der interagierenden Spezies. Die Skalierung der Raten a_{ij} und h_{ij} wurde nach Kalinkat et al. (2013) vorgenommen. Die Angriffsrate a hat nun eine Buckelform, für jede Räubermasse gibt es eine optimale Beutemasse. Die Handhabungszeit skaliert sowohl mit der Räuber- als auch mit der Beutemasse. Die verwendeten Werte der Basisparameter sind in Tabelle 6.2 zu finden.

Parameter	Wert
r	0.03/d
K	2 g/m ²
α	1
λ	0.85
d	0.024/d
κ	0.5
a	$0.2 \frac{\text{m}^2}{\text{d}}$
β	$5.218 \cdot 10^{-1}$
δ	$-1.892 \cdot 10^{-3}$
c	0.5
h	1 d/g
χ_S	0.6936
χ_P	-0.3116

Tabelle 6.2: Werte der Basisparameter für Abschnitt 6.2.

Die Werte der Skalierungsparameter β , δ , χ_S und χ_P wurden von Kalinkat et al. (2013) übernommen. Diese haben sie aus Experimenten an Insekten bestimmt. Es ist unwahrscheinlich, dass für Fische genau die gleichen Werte gelten, diese waren jedoch die besten verfügbaren. Die Basiswerte für Angriffsrate a und Handhabungszeit h mussten allerdings angepasst werden. Deren Standardwerte wurden so gewählt, dass das Modell in der Variante ohne Altersklassen des Konkurrenten realistische Ergebnisse liefert, also sowohl Fixpunktdynamik als auch zyklische Dominanz zeigen kann. Bei h kann nicht allzu weit vom Wert eins abgewichen werden, ohne das Auftreten zyklischer Dominanz zu verhindern. Der Wert von a kann jedoch problemlos innerhalb seiner Größenordnung variiert werden.

Für r , K , d , c und λ wurden die Werte aus der vereinfachten Modellversion ohne Konkurrent verwendet (siehe Abschnitt 5.3). Der für die Konkurrenz zwischen den Beutespezies verantwortliche Parameter α wurde auf 1 gesetzt, dies bedeutet, dass das Nahrungsspektrum aller Beutespezies identisch ist und sie somit in vollem Umfang konkurrieren. Für κ wird der Wert 0.5 verwendet. Die Anpassung ist damit nicht instantan, spielt sich jedoch noch auf einer ähnlichen Zeitskala wie die Populationsdynamik ab. Dies beschreibt Anpassung durch Lernen oder durch Selektion aus einem vorhandenen Genpool.

Die Gleichungen für den diskreten Modellteil sind unterschiedlich, je nachdem ob Altersklassen des Konkurrenten modelliert werden oder nicht, sind jedoch ähnlich wie in den bisherigen Modellen. Sie werden direkt im jeweiligen Abschnitt aufgeführt.

6.2.2 Dynamik mit iteroparem Konkurrenten

Wir betrachten zunächst die Modellvariante ohne Altersklassen des Konkurrenten. Es wird angenommen, dass er iteropar ist, sich also mehrfach im Leben fortpflanzen kann. Die diskreten Gleichungen sind in dieser Variante die selben wie im ersten Modell mit Konkurrent. Die Dichte des Konkurrenten wird also genau wie die des Räubers aus der vorigen Saison übernommen. Die Biomasse der Rotlachse wird aus der der vier- und fünfjährigen bestimmt, indem deren Biomassen am Ende der Saison gemischt und mit einem Konversionsfaktor multipliziert werden:

$$\begin{aligned} S_0^{(n+1)}(0) &= s \left((1 - \epsilon) S_0^{(n-3)}(t_{\text{end}}) + \epsilon S_0^{(n-4)}(t_{\text{end}}) \right) \\ S_1^{(n+1)}(0) &= S_1^{(n)}(t_{\text{end}}) \\ P_1^{(n+1)}(0) &= P_1^{(n)}(t_{\text{end}}). \end{aligned} \tag{6.9}$$

Um die Modelldefinition zu vervollständigen, ist es nötig, die Parameter des diskreten Teils und die Massen der Spezies festzulegen. Für den Konversionsfaktor s der Rotlachsbio-masse wurde der Wert 0.128 gewählt, dies entspricht dem Wert aus dem vereinfachten Modell ohne Konkurrent. In diesem wurde er jedoch noch durch einen Sättigungsterm reduziert, dieser stellte sich als für die Dynamik redundant heraus. Die Rotlachse wurden entweder durch die Laichgründe oder durch das Nahrungsangebot limitiert, nur die stärkere Begrenzung bestimmte die Dynamik. Die Begrenzung der Laichgründe war die, welche einfacher aus dem Modell zu entfernen war. Der Anteil fünfjähriger laichender Lachse ϵ ist 0.1. Es wurde eine Saisonlänge von 150 Tagen angenommen. Als Massen wurden für die Rotlachse $m_0 = 1\text{g}$, für den Konkurrenten $m_1 = 100\text{g}$, und für den Räuber $M_1 = 700\text{g}$ verwendet. Die Masse des Konkurrenten wird wie im vorigen Modell oft als freier Parameter verwendet.

Die Dynamik dieses Systems ist in einem großen Parameterbereich jener der Modelle ohne Konkurrent aus Kapitel 5 sehr ähnlich. Bei niedrigem Nährstoffangebot K liegt ein Fixpunkt vor, bei mittlerem quasiperiodische Oszillation, bei höheren Werten sieht man zyklische Dominanz. Dies ist in einem großen Bereich der Konkurrentenmasse m_1 der Fall.

Phasendiagramme für $a = 0.2\text{m}^2/\text{d}$ und $a = 0.5\text{m}^2/\text{d}$ sind in Abbildung 6.5 gezeigt. Die vorliegenden Attraktoren wurden mit einer Methode bestimmt, die Alexander Krauß in seiner Bachelorarbeit “Frequenzanalyse von Zeitreihen eines Räuber-Beute-Modells für kanadische Rotlachse mit Hilfe der diskreten Fourier-Transformation” entwickelte (Krauß 2014). Es wurden zunächst mit Hilfe der diskreten Fouriertransformation das Frequenzspektrum von Zeitreihen bestimmt. Aus diesem wurden die stärksten Frequenzen bestimmt, und dann an der Zeitreihe überprüft ob tatsächlich Periodizität bei einer dieser Frequenzen vorliegt. War dies nicht der Fall, so wurde Quasiperiodizität angenommen.

In den Bildern ist zu sehen, dass stärkere Kopplung zwischen Räuber und allen Beutespezies zyklische Dominanz bereits bei niedrigerem K auftreten lässt, also begünstigt. Die Koexistenz aller Spezies wird dadurch jedoch gefährdet, da mit einem stärkeren Räuber leichter eine der Beuten ausstirbt.

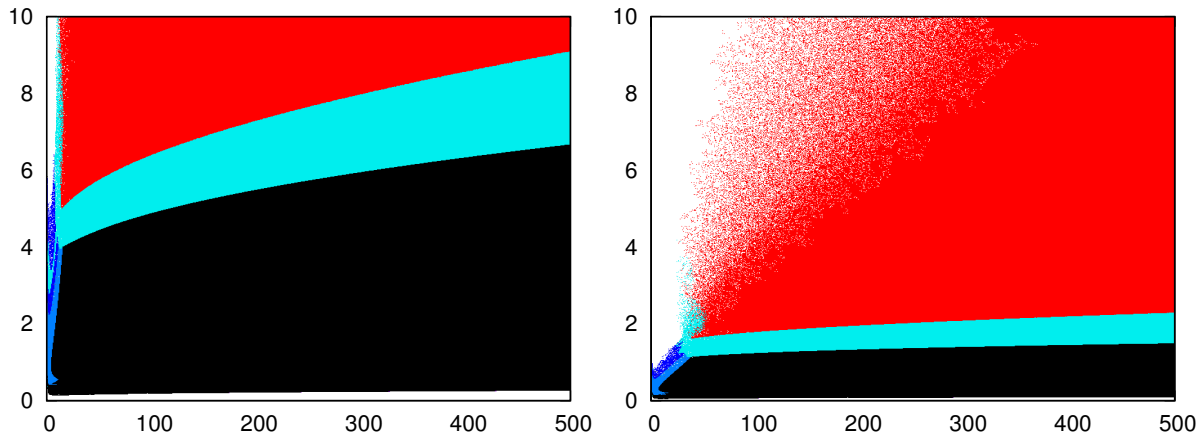


Abbildung 6.5: Phasendiagramm des Langzeitverhaltens im Modell mit adaptivem Jagdverhalten ohne Altersklassen des Konkurrenten. Links ist $a = 0.2 \text{ m}^2/\text{d}$, rechts $a = 0.5 \text{ m}^2/\text{d}$. Nährstoffangebot K und Konkurrentenmasse m_1 werden variiert, für die anderen Parameter gelten die Standardwerte. Schwarz bezeichnet einen Fixpunkt, hellblau quasiperiodische Oszillation, rot zyklische Dominanz.

6.2.3 Dynamik mit semelparem Konkurrenten

Es wird nun eine auf die semelparen Kokaneelachse zugeschnittene Modellvariante betrachtet. Genau wie die Rotlachse laichen diese hauptsächlich im Alter von vier Jahren und sterben danach. Um ihren Lebenszyklus zu modellieren, wurden sie in vier Altersklassen aufgespalten, jede mit eigener Körpermasse, die alle anderen Modellparameter festlegt. Die frisch geschlüpften Kokanees S_1 sind kaum von den jungen Rotlachsen zu unterscheiden, die älteren Exemplare S_2 , S_3 und S_4 sind dagegen deutlich größer. Der Räuber kann alle Beutespezies fressen, wobei die Parameter der funktionellen Antwort wie oben in Tabelle 6.1 beschrieben aus den Körpermassen des Räubers und der Beute bestimmt werden.

Am Ende jeden Jahres werden die ersten drei Altersklassen der Kokaneelachse ein Jahr älter. Die vierte Klasse laicht im Herbst, woraus im Frühling des nächsten Jahres die neue erste Altersklasse entsteht. Nicht alle Kokanees laichen mit vier Jahren, im Gegensatz zu den Rotlachsen sind hier jedoch nicht die fünfjährigen sondern die dreijährigen relevant. Die durchschnittliche Generationslänge ist bei den Kokaneelachsen also kürzer. Für S_0 und P_1 gelten die selben Gleichungen wie zuvor. Die Gleichungen für S_1 bis S_4 sind neu:

$$\begin{aligned}
 S_0^{(n+1)}(0) &= s \left((1 - \epsilon) S_0^{(n-3)}(t_{\text{end}}) + \epsilon S_0^{(n-4)}(t_{\text{end}}) \right) \\
 S_1^{(n+1)}(0) &= s_k \left(S_4^{(n)}(t_{\text{end}}) + \epsilon_k S_3^{(n)}(t_{\text{end}}) \right) \\
 S_2^{(n+1)}(0) &= S_1^{(n)}(t_{\text{end}}) \\
 S_3^{(n+1)}(0) &= S_2^{(n)}(t_{\text{end}}) \\
 S_4^{(n+1)}(0) &= (1 - \epsilon_k) S_3^{(n)}(t_{\text{end}}) \\
 P_1^{(n+1)}(0) &= P_1^{(n)}(t_{\text{end}}).
 \end{aligned} \tag{6.10}$$

Die Implementierung der Altersklassen wurde sehr ähnlich wie bei den Rotlachsen vorgenommen, der einzige Unterschied ist, dass die Kokanees ihr ganzes Leben in den Seen verbringen.

Alle ihrer Altersklassen sind daher Teil des Nahrungsnetzes im See. Es kommen zwei neue Parameter hinzu: Der Biomassenkonversionsfaktor der Kokaneelachse $s_k = 0.1$, und der Anteil der früh laichenden Kokanees $\epsilon_k = 0.1$. Die Massen der Rotlachse und Forellen sind unverändert $m_0 = 1\text{g}$ und $M_1 = 700\text{g}$. Die Masse der jüngsten Kokanees ist $m_1 = m_0 = 1$, da diese nicht von den Rotlachsen unterscheidbar sind. Die Massen der älteren Klassen wurden skalierbar gewählt: $m_2 = 0.38m_k$, $m_3 = 1.43m_k$ und $m_4 = 3.26m_k$, mit einem Standardwert von $m_k = 100\text{g}$.

Die Dynamik des Modells in seiner bisher beschriebenen Fassung zeigt eine große Vielfalt von Attraktoren: außer den bisherigen (Fixpunkt, zyklische Dominanz und quasiperiodisch mit Periode vier) gibt es nun häufig Oszillationen mit einer Periode von zwei, und ihnen ähnliche quasiperiodische Oszillationen. Diese werden in der Natur nicht beobachtet. Auch ist der Parameterbereich für zyklische Dominanz sehr schmal, es ist eine bestimmte Körpermasse des Konkurrenten nötig. Dies erscheint nicht realistisch.

Die merkwürdige Dynamik wird vermutlich durch eine Interaktion zwischen adaptivem Jagdverhalten und den Altersklassen des Konkurrenten erzeugt. Alle Altersklassen des Konkurrenten werden zum Saisonwechsel ein Jahr älter, die Jagdanstrengungen des Konkurrenten bleiben jedoch gleich. Ist die Biomasse ungleichmäßig auf die Altersklassen verteilt, werden sich auch die Jagdanstrengungen auf eine Altersklasse konzentrieren. In diesem Fall kann sich der Konkurrent durch das älter werden zeitweise der Prädation entziehen. Nicht nur die Dynamik selbst, sondern auch die ihr zu Grunde liegenden Mechanismen erscheinen also unrealistisch.

Es ist daher eine weitere Änderung am Modell nötig: Wie in der Variante ohne Altersklassen soll der Räuber seine Jagdanstrengungen nur zwischen frisch geschlüpften Lachsen und größerer Beute aufteilen müssen. In der vorigen Variante geschah dies automatisch, da es nur diese zwei Beutespezies gab. In diesem Modell müssen dazu die Variablen ν_s (für kleine Beute) und ν_k (für große Beute) eingeführt werden. Die dynamischen Gleichungen für die Jagdanstrengungen werden für diese aufgestellt. In den funktionellen Antworten müssen folgende Ersetzungen vorgenommen werden: ν_{10} und ν_{11} werden durch ν_s ersetzt, ν_{12} , ν_{13} und ν_{14} durch ν_k .

Dies führt zu einer Dynamik, welche der ohne Altersklassen recht ähnlich ist. Wieder liegen über einen großen Bereich der Konkurrentenmasse Fixpunkt, quasiperiodische Oszillation und zyklische Dominanz vor. Die quasiperiodische Oszillation hat nun jedoch oft eine langwellige Komponente, die in einem gewissen Parameterbereich die Oszillation sogar dominiert. Dies geschieht jedoch erst bei großen Konkurrentenmassen m_k von über 200g. Dies würde bedeuten, dass die größte Klasse der Beute fast genauso groß ist wie der Räuber. Dies ist bei Fischen generell nicht ungewöhnlich, jedoch ist das Modell an den Lebenszyklus der Kokanee angepasst, welche keine solch hohen Massen erreichen.

Abbildung 6.6 zeigt Phasendiagramme für $a = 0.2\text{m}^2/\text{d}$ und $a = 0.5\text{m}^2/\text{d}$. Auch hier zeigt sich, dass eine stärkere Kopplung zwischen dem Räuber und allen Beutespezies zyklische Dominanz begünstigt, jedoch Koexistenz aller Spezies gefährdet. Auch der Parameter ϵ_k , der angibt welcher Anteil der Kokanee früh laicht, hat eine ökologisch interessante Auswirkung. Ist dieser niedriger, so liegt die mittlere Generationslänge des Konkurrenten näher an die Periode der zyklischen Dominanz. Zyklische Dominanz wird dadurch begünstigt. Wenn die Lebensdauer des Konkurrenten sich mehr von der Periode der zyklischen Dominanz unterscheidet, wird diese dadurch verhindert. Anhand der vorliegenden Daten lässt sich jedoch keine Aussage darüber machen ob dies auch in der Realität so ist.

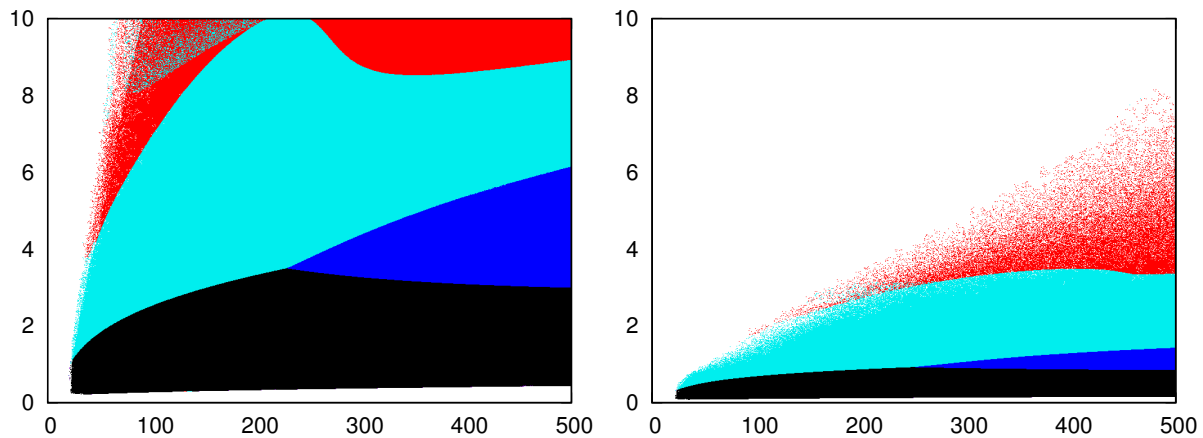


Abbildung 6.6: Phasendiagramm des Langzeitverhaltes im Modell mit adaptivem Jagdverhalten mit Altersklassen des Konkurrenten. Links ist $a = 0.2m^2/d$, rechts $a = 0.5m^2/d$. Nährstoffangebot K und Konkurrentenmasse m_k werden variiert, für die anderen Parameter gelten die Standardwerte. Dunkelblaue Farbe zeigt langwellige quasiperiodische Oszillationen an. Die anderen Farben sind wie in zuvor schwarz für Fixpunkt, hellblau für quasiperiodische Oszillation und rot für zyklische Dominanz.

6.3 Diskussion

Es wurden in diesem Kapitel zwei Modelle für die Populationsdynamik der Rotlachse betrachtet. Beide enthalten einen Konkurrenten der Rotlachse, welcher die gleiche Nahrung frisst und vom selben Räuber gefressen wird. Beides verursacht eine negative Wechselwirkung zwischen den beiden Spezies. Außerdem wird durch die alternative Nahrungsquelle der Räuber weniger abhängig von den Rotlachsen. Trotzdem liegt in beiden Modellen für gewisse Parameterbereiche zyklische Dominanz vor.

Das erste Modell ist eine einfache Erweiterung des ursprünglichen Modells von Guill et al. (2011a). Es werden konstante Jagdanstrengungen verwendet, und der Konkurrent wird wie die Forellen als iteropar modelliert. Dieses Modell zeigt zwar zyklische Dominanz, jedoch nur in einem sehr begrenzten Parameterbereich. Diese wird sowohl durch bessere Wachstumsbedingungen, als auch durch eine stärkere Kopplung an den Räuber begünstigt. Das Modell hat jedoch die große Schwäche, dass Koexistenz der Rotlachse mit dem Konkurrenten nicht generisch ist, für die meisten untersuchten Parameterkombinationen stirbt eine der beiden Spezies aus. Dies ist unrealistisch, da in allen Brutseen der Rotlachse Konkurrenten existieren. Die indirekte Wechselwirkung über den Räuber wurde als Ursache der fehlenden Koexistenz identifiziert.

Das zweite Modell behebt dieses Problem durch Einführung adaptiven Jagdverhaltens. Dieses schwächt die durch den Räuber vermittelte negative Wechselwirkung zwischen den Beutespezies ab und erleichtert die Koexistenz der Beuten. Ist die Anpassung des Räubers nicht zu schnell, tritt auch in diesem Modell zyklische Dominanz auf. Außerdem kann nun der Konkurrent als semelpar modelliert werden, wie es zum Beispiel die Kokaneelachse sind. Auch in dieser Variante tritt zyklische Dominanz auf und wird durch gute Wachstumsbedingungen und starke Räuber-kopplung begünstigt. Auch tritt zyklische Dominanz öfter auf, je näher die Generationslänge des semelparen Konkurrenten an vier Jahren ist.

Damit wurde gezeigt, dass durch Kopplung an einen Räuber – auch in Anwesenheit alternativer Nahrungsquellen – zyklische Dominanz verursacht werden kann. Die in Abschnitt 5.2.3 diskutierten Bedingungen für zyklische Dominanz wurden auch in diesem Fall bestätigt.



7 Auswirkungen stochastischer Einflüsse

Die bisher gemachte Annahme, dass alle Modellparameter zeitlich konstant sind, ist in der Natur offensichtlich nicht erfüllt. Zufällige Ereignisse wie Blockaden des Flusslaufs oder schwankende Umwelteinflüsse wie die Wassertemperatur können große Auswirkungen auf das Überleben der Lachse während der Migration haben (Farrell et al. 2008). Auch an allen anderen Stellen des Lebenszyklus können zeitlich variable zufällig verteilte Einflüsse bestehen. Dieses Kapitel befasst sich daher mit den Auswirkungen stochastischer Störungen auf die Populationsdynamik der Rotlachse.

Diese beeinflussen die Dynamik des Systems qualitativ sehr stark. Streng genommen kann es durch die Einführung einer explizit zeitabhängigen Größe nicht mehr als dynamisches System wie in Abschnitt 3.2 betrachtet werden. Es gibt keine festen Attraktoren mehr, sondern die Biomassendichten schwanken, je nachdem in welche Richtung das System gerade gestört wurde. Dennoch kann man so etwas wie einen Einschwingprozess und ein Langzeitverhalten identifizieren. Wie bereits zuvor wird nur das Langzeitverhalten betrachtet. Außerdem werden nur Störungen im diskreten Modellteil modelliert; die Nahrungsnetzdynamik im Brutsee bleibt deterministisch.

Wie auch im vorigen Kapitel wird zunächst eine Erweiterung des in Abschnitt 5.2 eingeführten Originalmodells betrachtet. In dessen diskreten Teil werden verschiedene stochastische Störungen eingebaut, die zufällige Ereignisse oder sich ändernde Umweltbedingungen an verschiedenen Stellen des Lebenszyklus beschreiben. Anhand dieses Modells werden die Auswirkungen stochastischer Störungen auf die Dynamik gezeigt. Dabei wird nur auf den Fall zyklischer Dominanz eingegangen. Bis zu sehr starkem Rauschen bleibt diese erhalten. Die Stärke der Schwankungen in Abhängigkeit von der Stärke und Art des Rauschens wird untersucht. Außerdem treten ab einer gewissen Rauschstärke Phasensprünge auf. Deren Häufigkeit in Abhängigkeit von der Rauschstärke wird ebenfalls betrachtet.

Es wurde gezeigt, dass stochastische Modelle des Rotlachslebenszyklus auch ohne Räuber-Beute-Kopplung oder andere verzögerte Dichteabhängigkeit Zeitreihen erzeugen können, die ähnlich oszillieren wie die Anzahl der laichenden Rotlachse (Myers et al. 1998; White et al. 2014). Im zweiten Abschnitt wird eine stochastische Version des vereinfachten Modells (siehe 5.3) eingeführt. Die von diesem Modell erzeugten verrauschten Zeitreihen werden mit den in der Natur gemessenen verglichen. Dazu werden zwei von White et al. (2014) eingeführte Kenngrößen für zyklische Dominanz verwendet, die Konsistenz C und die Dominanz D . Für jede Kombination von Modellparametern ist ein breites Spektrum dieser Werte möglich, je nachdem welche Zufallsereignisse auftreten. Um systematische Einflüsse der Parameter festzustellen, werden diese über einen weiten Bereich variiert, und es wird analysiert welche Werte realistische Ergebnisse produzieren können. In den so gefundenen Parameterkombinationen wird nach Trends in Bezug auf zyklische Dominanz gesucht. Die ursprünglich identifizierten Bedingungen für diese (siehe 5.2.3) werden bestätigt.

7.1 Auswirkungen stochastischer Störungen

In diesem Abschnitt wird das in Abschnitt 5.2 eingeführte Modell, welches das Zooplankton explizit berücksichtigt und keinen Konkurrenten der Rotlachse enthält, um stochastische Stö-

rungen erweitert. Ein Teil dieser Arbeit wurde schon während meiner Masterarbeit vorgenommen (Schmitt 2011). Die Ergebnisse sind außerdem unter dem Titel “The robustness of cyclic dominance under random fluctuations” veröffentlicht (Schmitt et al. 2012). Wie der Name des Artikels bereits verrät, zeigt sich, dass zyklische Dominanz in diesem Modell auch unter starken stochastischen Einflüssen bestehen kann. Die Dynamik mit stochastischen Störungen (im Folgenden oft einfach als “Rauschen” bezeichnet) wird beschrieben. Es entstehen Fluktuationen, deren Stärke in Abhängigkeit von der Stärke des Rauschens quantifiziert wird. Außerdem können Phasensprünge auftreten, deren Häufigkeit mit der Rauschstärke zunimmt.

7.1.1 Modell mit stochastischen Störungen

Das hier betrachtete Modell ist bis auf die diskrete Gleichung für die Rotlachse und die verwendeten Parameterwerte mit dem aus Abschnitt 5.2 identisch. Die gleich gebliebenen Gleichungen werden hier der Übersichtlichkeit halber noch einmal aufgelistet, jedoch nicht näher erklärt. Zunächst die kontinuierlichen Gleichungen für die Dynamik im Brutsee:

$$\begin{aligned}\frac{dz_n}{dt} &= rz_n \left(1 - \frac{z_n}{K_n}\right) - a_{sz} \frac{z_n s_n}{1 + c_s s_n + z_n}, \\ \frac{ds_n}{dt} &= \lambda a_{sz} \frac{z_n s_n}{1 + c_s s_n + z_n} - a_{ps} \frac{s_n p_n}{1 + c_p p_n + s_n} - d_s s_n, \\ \frac{dp_n}{dt} &= \lambda a_{ps} \frac{s_n p_n}{1 + c_p p_n + s_n} - d_p p_n.\end{aligned}\tag{7.1}$$

Die Parameterwerte wurden an neue Erkenntnisse angepasst, es wurden $r = 15$, $\lambda = 0.85$, $a_{sz} = 12$, $c_s = 0.8$, $d_s = 3$, $a_{ps} = 2$, $c_p = 0.25$ und $d_p = 0.5$ verwendet. Der Ansatz für K_n ist unverändert

$$K_n = K_0 + \left(\psi \frac{s_n(0)}{\psi_0 + s_n(0)} \right).\tag{7.2}$$

Hier wurden die Werte $K_0 = 20$, $\psi = 20$ und $\psi_0 = 10$ benutzt. Der Planktonstartwert ist wieder der Maximalwert, die Räuberichte wird vom Vorjahr übernommen. Auch die Originalgleichung für die Startbiomasse der Rotlachse wird hier zu Vergleichszwecken aufgelistet, diese wird jedoch später modifiziert:

$$\begin{aligned}s_{n+1}(0) &= \gamma \left((1 - \epsilon) s_{n-3}(T) + \epsilon s_{n-4}(T) \right), \\ z_{n+1}(0) &= K_{n+1}, \\ p_{n+1}(0) &= p_n(T).\end{aligned}\tag{7.3}$$

Die Saisonlänge T bleibt eins, γ und ϵ haben der Wert 0.1.

Die stochastischen Störungen werden in die diskrete Gleichung für die Rotlachse eingebaut. Es wurden Störungen an vier verschiedenen Stellen des Lebenszyklus betrachtet: (A) Wanderung flussaufwärts, (B) Wanderung flussabwärts, (C) Überleben im Ozean, (D) Störung der Generationslänge. Um die Unterschiede zwischen diesen Störungen hervorzuheben wird in den hier gezeigten Ergebnissen immer nur eine Art von Störung gleichzeitig verwendet. Die Kombination mehrerer Arten von Rauschen wurde nur oberflächlich untersucht, jedoch zeigte sich, dass dabei keine neuen Effekte auftreten.

Um Störungen in die Gleichung einzubringen, wird eine Folge von lognormalverteilten Zufallszahlen x_n generiert. Modellparameter oder die Biomassendichte an verschiedenen Stellen der Gleichung werden mit Elementen dieser Folge multipliziert. Logarithmische Normalverteilung bedeutet, dass $\ln(x_n)$ normalverteilt ist; hier mit Mittelwert 0 und Standardabweichung σ . Damit sind beispielsweise die Faktoren zwei und $1/2$ gleich wahrscheinlich. Die Wahrscheinlichkeitsdichte von x_n ist

$$p(x_n) = \frac{1}{x_n \sigma \sqrt{2\pi}} \exp - \frac{(\ln x_n)^2}{2\sigma^2}, \quad x_n > 0. \quad (7.4)$$

Durch Änderung von σ kann die Stärke des Rauschens variiert werden. Es wird nun einzeln auf die Störungen an den verschiedenen Stellen des Lebenszyklus eingegangen.

Starke Strömung oder warmes Wasser während der Migration flussaufwärts reduzieren den Laicherfolg der erwachsenen Rotlachse (Farrell et al. 2008), welcher im Parameter γ enthalten ist. Eine solche Störung betrifft alle Lachse, die im selben Jahr laichen, gleichermaßen, unabhängig davon ob sie vier oder fünf Jahre alt sind. Diese Art von Rauschen wird hier als “Typ A” bezeichnet. Faktoren, die das Überleben der Eier während der Reifezeit beeinflussen, beispielsweise niedriger Wasserstand im Winter, führen ebenfalls zu Störungen dieser Art. Typ A Störungen gehen einfach als Vorfaktor der Startbiomasse in die Gleichung ein, genau wie der Parameter γ :

$$s_{n+1}^A(0) = x_n \gamma ((1 - \epsilon) s_{n-3}^A(T) + \epsilon s_{n-4}^A(T)). \quad (7.5)$$

Nachdem die Junglachse den See verlassen haben bleiben sie kurz in der Nähe der Flussmündung, um sich ans Salzwasser zu gewöhnen. Während dieser Zeit sind sie besonders anfällig für Nahrungsmangel und Krankheiten. Diese Faktoren und auch solche die das Überleben während der Migration flussabwärts betreffen werden modelliert, indem alle gleichzeitig den See verlassenden Junglachse auf die selbe Weise gestört werden, unabhängig davon, mit welchem Alter sie zum Laichen zurückkehren werden. Diese Art von Rauschen wird als “Typ B” bezeichnet, die entsprechende Gleichung ist

$$s_{n+1}^B(0) = \gamma ((1 - \epsilon) x_{n-3} s_{n-3}^B(T) + \epsilon x_{n-4} s_{n-4}^B(T)). \quad (7.6)$$

Die Rotlachse verbringen mehrere Jahre im Meer. In jedem Jahr können die Bedingungen anders sein, die laichenden Lachse werden also im Laufe ihres Lebens mehreren verschiedenen Störungen ausgesetzt. Hier wird angenommen, dass alle Lachse, die sich zur selben Zeit im Meer befinden gleich von Fluktuationen der Lebensbedingungen im Meer betroffen sind. Die Gleichung für Rauschtyp C ist

$$s_{n+1}^C(0) = \gamma ((1 - \epsilon) x_{n-1} x_{n-2} x_{n-3} s_{n-3}^C(T) + \epsilon x_{n-1} x_{n-2} x_{n-3} x_{n-4} s_{n-4}^C(T)). \quad (7.7)$$

Neben diesen direkt die Biomassendichte betreffenden Störungen kann auch die Generationslänge variieren. Der Parameter ϵ bestimmt, welcher Anteil der Lachse erst im Alter von fünf Jahren laicht. Für Rauschen vom Typ D ergibt sich die Gleichung

$$s_{n+1}^D(0) = \gamma ((1 - x_{n-3} \epsilon) s_{n-3}^D(T) + \epsilon x_{n-4} s_{n-4}^D(T)). \quad (7.8)$$

Da ϵ nur den Wert 0.1 hat, ist die direkte Biomassenänderung durch diese Art von Rauschen kleiner als bei den anderen. Außerdem wird hier Biomasse nur verschoben und nicht ins System gebracht oder herausgenommen.

Andere Autoren nehmen eine ähnliche Unterscheidung verschiedener Arten von Rauschen vor. Von Worden et al. (2010) wurde Rauschen untersucht, welches den hier betrachteten Typen B, C, und D ähnlich ist.

7.1.2 Dynamik mit stochastischen Störungen

Bei den hier betrachteten Parameterwerten liegt im Modell zyklische Dominanz vor. Diese bleibt auch bei Rauschen erhalten, die Biomassendichten bleiben zunächst nahe bei den Werten des deterministischen Attraktors. Für größere σ werden auch die Fluktuationen größer, wie in Abbildung 7.1 zu sehen ist. Diese Daten zeigen auch, dass die dominante Linie kurzzeitig schwächer als andere werden kann und dass die relative Stärke der anderen Linien ebenfalls stark schwanken kann.

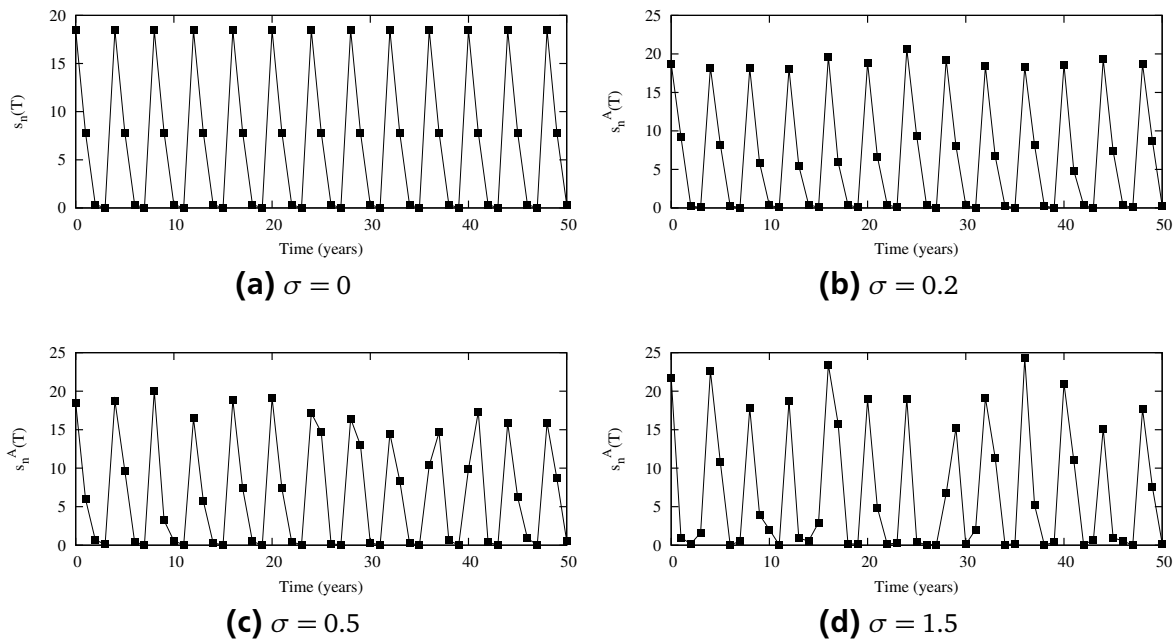


Abbildung 7.1: Simulierte Lachsdichten zum Saisonende mit verschiedenen Stärken von Rauschen σ . Die hier gezeigten Zeitreihen verwenden Rauschen von Typ A, für andere Typen sehen sie ähnlich aus.

In Abbildung 7.2 werden zwei Bifurkationsdiagramme gezeigt. Es wurde ein Parameter variiert – links K_0 , rechts σ – und alle anderen konstant gehalten. Für jeden Parameterwert wurden alle in einer Zeitreihe von gewisser Länge auftretenden Werte der Lachsbiomasse am Saisonende aufgetragen. Es sind sowohl die deterministischen Werte als auch verrauschte gezeigt. Im linken Bild ist zu sehen, dass bei zyklisch dominanten Zeitreihen die verschiedenen Brutlinien auch mit Rauschen noch klar zu trennen sind, sofern dieses nicht zu stark ist. Die Schwankungen um die subdominante Linie sind stärker als die um die dominante. Auch bei Fixpunkten und quasiperiodischer Dynamik treten nun Schwankungen der Biomasse auf, diese sind jedoch schwächer und es sind keine klar trennbaren Linien zu erkennen. Im rechten Bild geschieht keine Bifurkation. Es ist jedoch erkennbar, wie die Amplitude der Fluktuationen um die deterministischen Werte mit der Rauschstärke σ zunimmt.

Außer den ständigen Fluktuationen kann Rauschen auch langfristige Änderungen verursachen. Bei extrem starken Störungen kann es zum Aussterben der Lachse kommen. Eine weniger bedrohliche Änderung sind Phasensprünge der Oszillation. Zwei Beispielzeitreihen sind in Ab-

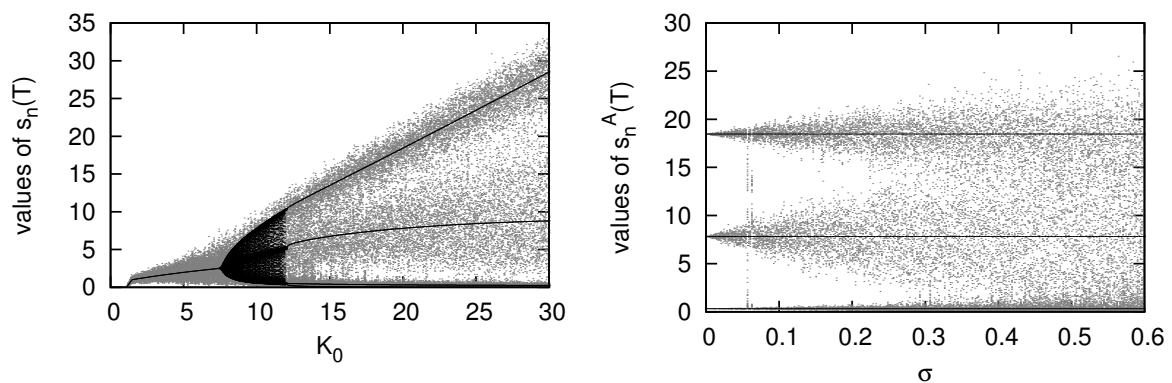


Abbildung 7.2: Zwei Bifurkationsdiagramme des Dreispeziesmodells mit Rauschen. In beiden Bildern sind die in Zeitreihen mit verschiedenen Parametern vorkommenden Werte der Lachsdichte am Saisonende über dem Parameterwert aufgetragen. Die deterministischen Werte sind in schwarz eingezeichnet, die grauen Punkte stammen aus Zeitreihen mit Rauschen vom Typ A. Im linken Bild wird K_0 variiert und die Rauschstärke σ ist 0.3. Im rechten Bild wird σ variiert und es gilt $K_0 = 20$.

bildung 7.3 zu sehen. Die Phasenänderung tritt nicht plötzlich auf, sondern braucht relativ lang, teilweise mehrere Jahrzehnte. Auf die Ursachen wird in 7.1.2 eingegangen.

Es wird nun zuerst die Größe der durch Rauschen verursachten Schwankungen quantifiziert, und danach die Häufigkeit, Dynamik und Auswirkungen der Phasensprünge genauer betrachtet.

Quantifizierung von Schwankungen

Zur Untersuchung der Stärke der Schwankungen wird die Zeitreihe in vier Brutlinien aufgeteilt. Die Stärke der Fluktuationen kann durch den Variationskoeffizienten (Standardabweichung geteilt durch Mittelwert) der einzelnen Brutlinien quantifiziert werden. Da gelegentlich Phasensprünge auftreten, ist der Mittelwert über alle Werte einer Brutlinie jedoch wenig aussagekräftig. Daher werden laufende Mittelwerte über einen Zeitraum von 80 Jahren verwendet (20 Punkte pro Brutlinie). In Abbildung 7.3 sind diese laufenden Mittelwerte für zwei Zeitreihen gezeigt. Der Variationskoeffizient wird nun nicht mit dem gesamten Mittelwert, sondern mit dem laufenden Mittelwert gebildet. Anhand der Mittelwerte wird für jeden Zeitpunkt bestimmt, welche Brutlinie dominant und welche subdominant ist. Den Mittelwert über die zugehörigen Variationskoeffizienten wird hier als Fluktuationsstärke bezeichnet. Die schwachen Brutlinien wurden dabei ignoriert, da sie nur einen sehr geringen Beitrag zur gesamten Population der Rotlachse beitragen.

Abbildung 7.4 zeigt die Abhängigkeit der Fluktuationsstärke von der Rauschstärke σ für alle vier betrachteten Typen von Rauschen. Bei gleichem σ verursachen die verschiedenen Rauschtypen unterschiedlich starke Fluktuationen in den Zeitreihen. Dies liegt daran, dass zum Beispiel eine Verdopplung oder Halbierung des mit fünf Jahren laichenden Anteils der Lachse auf die dominante und subdominante Linie wesentlich weniger Einfluss hat als die Verdopplung beziehungsweise Halbierung ihrer Startbiomassendichte. Rauschen vom Typ D verursacht bei gleichem σ die schwächsten Fluktuationen, Rauschen vom Typ C die stärksten. Dies liegt

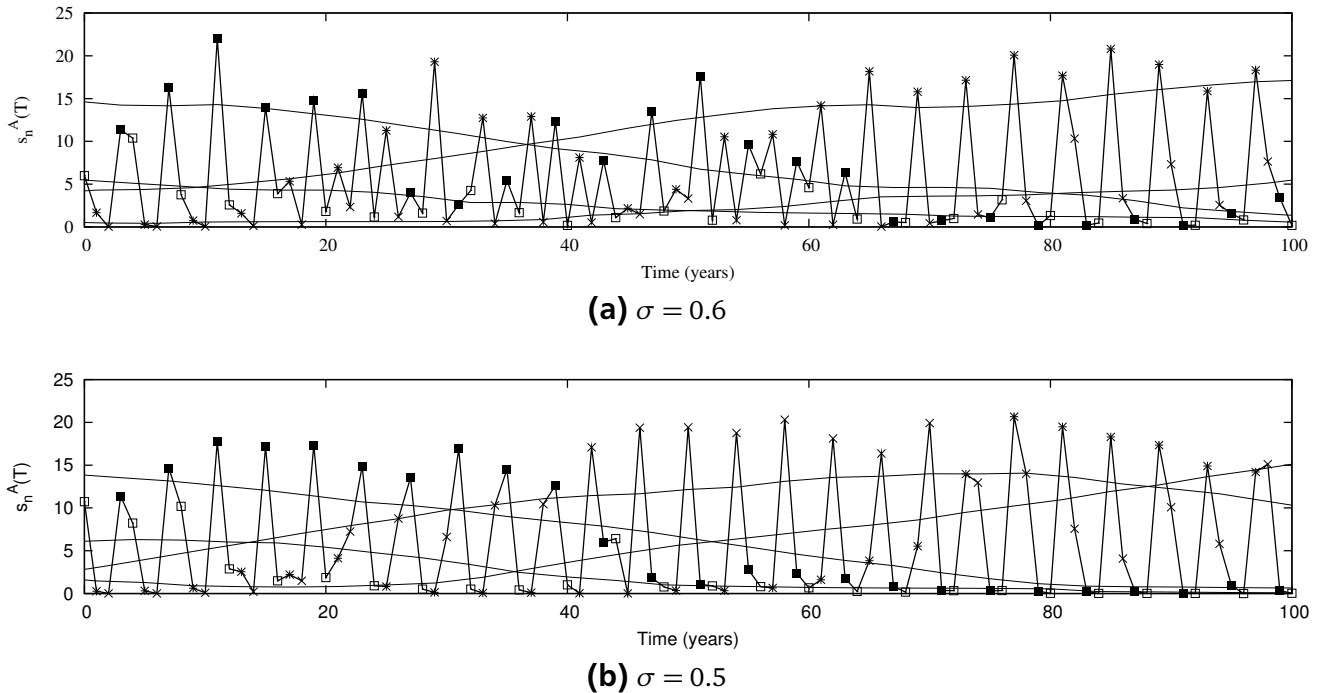


Abbildung 7.3: Phasensprünge und laufende Mittelwerte der Lachsdichte. Die vier kontinuierlichen Linien repräsentieren laufende Mittelwerte der vier Brutlinien über 80 Jahre. Die den unterschiedlichen Brutlinien zugeordneten Punkte sind durch unterschiedliche Symbole markiert. In beiden Bildern wurde Rauschen vom Typ A verwendet, oben gilt $\sigma = 0.6$, unten $\sigma = 0.5$. In beiden Zeitreihen wird die zunächst dominante Brutlinie schwach (gefüllte Quadrate) und die erste schwache Linie (Sternchen) wird dominant. In a) geschieht dies in einem einzigen Phasensprung, in b) entsteht das gleiche Resultat durch zwei dicht aufeinanderfolgende Phasensprünge.

daran, dass bei Rauschen im Ozean jede Brutlinie mehrfachen Störungen ausgesetzt ist. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit für sehr starke Gesamtstörungen. Typ A und B zeigen ähnliche Auswirkungen. Dies war zu erwarten, da ihre Definitionen sehr ähnlich sind.

Zyklische Dominanz bleibt zwar bis zu hohen Rauschstärken erhalten, irgendwann beginnen die stochastischen Störungen jedoch, die Dynamik zu dominieren. Wir verwenden das folgende Kriterium, um festzustellen, ob dies der Fall ist: Wenn der kleinste der laufenden Mittelwerte über die Brutlinien in mindestens 20% der Vierjahresperioden größer ist als ein Drittel des größten, liegt keine zyklische Dominanz mehr vor. In der Natur würde man vermutlich bereits wesentlich früher nicht mehr von zyklischer Dominanz sprechen. Das Kriterium wird für Rauschen des Laicherfolgs (A) etwa ab $\sigma = 1.3$ erfüllt, für Rauschen während der Migration ins Meer (B) ab $\sigma = 1.4$, für Rauschen der Generationslänge (D) bei $\sigma = 1.5$, und für Rauschen im Ozean (C) bereits bei $\sigma = 0.8$. Die Berechnung der Fluktuationsstärke wurde bei diesen Werten eingestellt, da ihre Definition für Zeitreihen ohne zyklische Dominanz nicht sinnvoll ist.

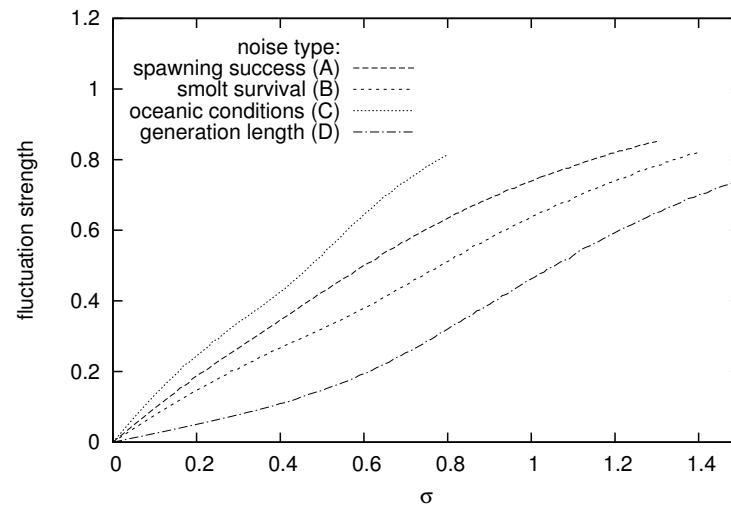


Abbildung 7.4: Fluktuationsstärke in Abhängigkeit von σ . Die Graphen brechen ab, wenn zyklische Dominanz vollständig durch Rauschen unterdrückt wird.

Häufigkeit von Phasensprüngen

Wie in Abbildung 7.3 zu sehen kann genügend starkes Rauschen eine Phasenänderung der Oszillation – also einen Wechsel der dominanten Brutlinie – verursachen. Der Ablauf dieser Phasensprünge ist für alle Rauschstärken und -typen gleich: Die Dichte der Brutlinie, die im Begriff ist dominant zu werden, steigt langsam auf ihr neues Niveau an, während die ursprünglich dominante Linie auf das Niveau einer subdominanten oder schwachen Linie abfällt. Jede Brutlinie kann dadurch dominant werden. Details zur Verteilung der verschiedenen Phasenänderungen sind im Artikel nachzulesen (Schmitt et al. 2012). Normalerweise dauert es zwischen 40 und 100 Jahren, bis die ehemals dominante Linie die Größenordnung einer schwachen erreicht. Der Abstieg zur subdominanten Linie geschieht deutlich schneller.

Die Langsamkeit der Phasenänderung lässt sich durch Betrachtung einmaliger Störungen des deterministischen Modells erklären. Diese wurden in meiner Masterarbeit (Schmitt 2011) und in der Bachelorarbeit von Florian-Johannes Seck mit dem Titel “Untersuchung der Einzugsbereiche von Attraktoren in einem Räuber-Beute-Modell zur Beschreibung der Populationsdynamik pazifischer Sockeye-Lachse” analysiert. Ein Phasensprung stellt den Wechsel von einem Attraktor des dynamischen Systems zu einem anderen dar. Eine einmalige Störung ist äquivalent zur Initialisierung des deterministischen Systems mit gewissen Startwerten. Man kann nun den lange nach der Störung erreichten Attraktor mit dem vergleichen, der vor der Störung vorlag. Sind diese identisch, so hat die Störung keine langfristigen Auswirkungen. Es zeigte sich, dass dies für den Großteil der biologisch vorstellbaren Störungen der Fall ist.

Im Modell mit Rauschen geschieht jedoch nicht nur eine Störung, sondern eine Folge vieler kleiner Änderungen. Man kann sich dies ein wenig wie einen Random Walk mit Rückstellkraft vorstellen. Die Störungen treiben das System immer wieder zufällig ein kleines Stück in verschiedene Richtungen, während die Systemdynamik es in Richtung des deterministischen Attraktors zieht. Dieser ist in unserem Fall eine Vierjahresoszillation mit einer bestimmten Phase. Gelegentlich kann durch die Kumulation kleiner Störungen jedoch der Einzugsbereich einer anderen Phase erreicht werden. Die Rückstellkraft zieht das System nun nicht mehr zur alten

Phase, sondern zu einer neuen. Sofern das Rauschen die Dynamik nicht wieder in einen anderen Einzugsbereich bringt fungiert es nur als kleine Störung, der Großteil der Phasenänderung wird durch die zu Grunde liegende deterministische Dynamik übernommen. Diese ist jedoch langsam, weswegen auch die Phasenänderung lange dauert. Phasensprünge in der Natur scheinen wesentlich schneller abzulaufen, vielleicht wurde die im Modell vorliegende Variante jedoch wegen ihrer Seltenheit und langen Zeitdauer nur noch nicht beobachtet.

Abbildung 7.5a zeigt die Häufigkeit von Phasensprüngen für alle Rauschtypen in Abhängigkeit der Rauschstärke σ . Bei sehr schwachem Rauschen kommen Phasensprünge nicht vor. Die Abhängigkeit der Phasensprunghäufigkeit bei gleicher Rauschstärke vom Rauschtyp ist qualitativ ähnlich wie die der Fluktuationsstärke. Rauschen im Ozean (C) verursacht die meisten Phasensprünge, Störungen der Generationslänge (D) die wenigsten. Die Typen (A) und (B) sind ähnlich und liegen dazwischen.

Der qualitativ ähnliche Verlauf legt einen direkten Zusammenhang zwischen Fluktuationsstärke und Häufigkeit von Phasensprüngen nahe. Dieser ist in Abbildung 7.5b zu sehen. Die Phasensprünge setzen je nach Rauschtyp bei unterschiedlicher Fluktuationsstärke ein, ihre Häufigkeit nimmt danach jedoch relativ linear mit fast gleicher Steigung zu. Die unterschiedliche Häufigkeit der Phasensprünge bei gleicher Fluktuationsstärke zeigt, dass nicht nur die Stärke der verursachten Störungen, sondern auch die Korrelationen ihnen für die Erzeugung von Phasensprüngen wichtig sind. Bei gleicher Fluktuationsstärke sind die vorher beschriebenen Trends umgekehrt, Änderungen der Generationslänge (D) rufen die meisten Phasensprünge hervor, Rauschen im Ozean (C) die wenigsten. Dies liegt daran, dass Typ (C) aufeinander folgende Jahrgänge auf ähnliche Weise beeinflusst, während Typ (D) aktiv Unterschiede zwischen ihnen erzeugt.

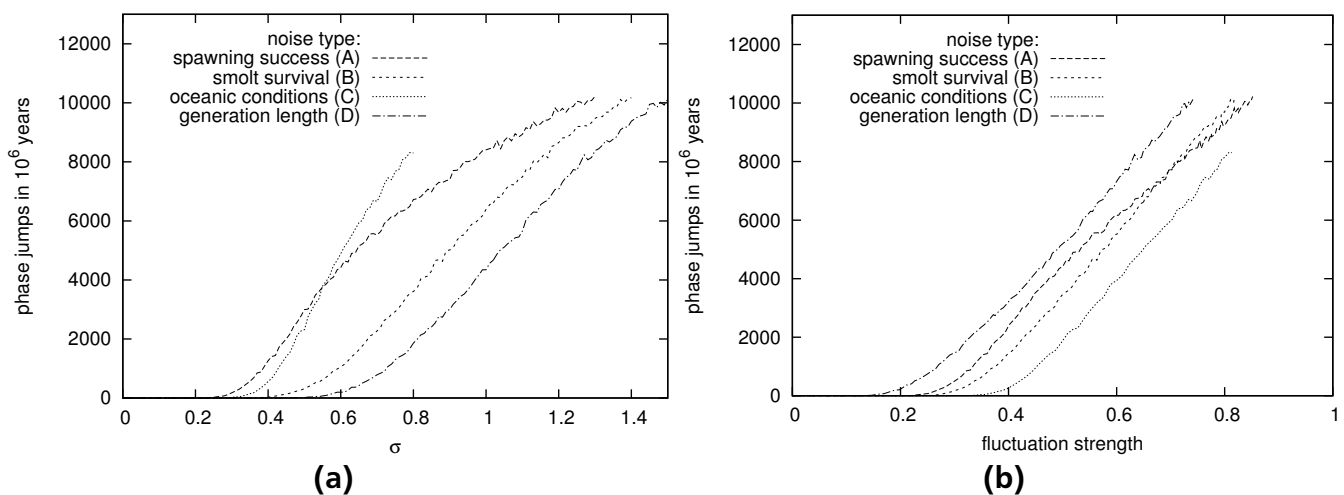


Abbildung 7.5: Häufigkeit von Phasensprüngen in Abhängigkeit von σ und von der Fluktuationsstärke. Die Graphen brechen ab, wenn zyklische Dominanz vollständig durch Rauschen unterdrückt wird.

Ein interessanter Aspekt in Bezug auf Phasensprünge ist, dass die zyklischen Lachspopulationen heutzutage zwar außer Phase sind, vor dem Zusammenbruch der Populationen nach einer Blockade des Fraser River im Jahr 1911 jedoch wohl mit der selben Phase oszillierten (Ward et al. 1964). Wenn stochastische Störungen Phasensprünge verursachen können, so könnte es

auch sein, dass über sehr lange Zeit auf mehrere Populationen wirkende identische oder ähnliche Störungen deren Oszillation synchronisieren. Dies wurde anhand des Modells überprüft.

Es wurden 100 zyklisch dominante Populationen modelliert. Diese wurden jeweils individuellem Rauschen ausgesetzt. Ab einem gewissen Startzeitpunkt, zu dem je 25 Populationen in jeder der vier Phasen oszillierten, wurden alle Populationen identisch oder ähnlich gestört. Danach wurde die Phasenverteilung im Laufe der Zeit untersucht. Die Ergebnisse sind in Abbildung 7.6 gezeigt.

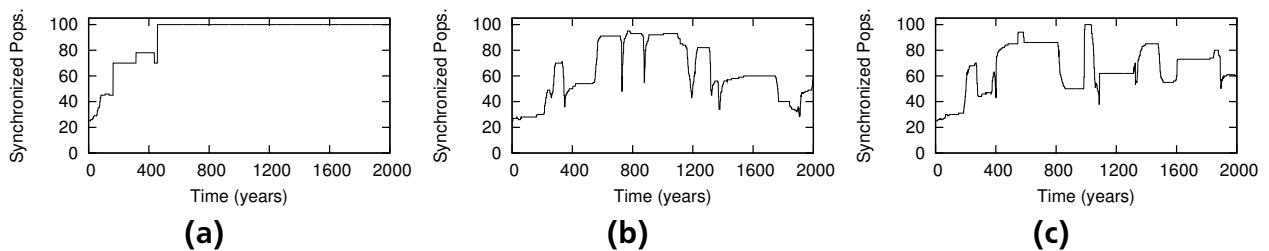


Abbildung 7.6: Synchronisierung von Lachsoszillationen durch Rauschen. Gezeigt ist die zum jeweiligen Zeitpunkt größte Zahl von Populationen (von 100) mit der selben Phase, wobei sich zu Beginn 25 Populationen in jeder Phase befinden. In Abbildung a) sind die Parameter für alle Populationen identisch, und alle sind Rauschen vom Typ A mit $\sigma = 0.5$ mit identischen Zufallszahlen ausgesetzt. In Abbildung b) wurde ein zusätzlicher Rauschterm eingeführt, der für jede Population unabhängige Zufallszahlen verwendet (Typ A, $\sigma = 0.1$). Beide Zufallszahlen werden miteinander multipliziert. In Abbildung c) wird wieder identisches Rauschen verwendet, jedoch haben die Populationen unterschiedliche Nährstoffniveaus K_0 von 15 bis 25 statt dem Standardwert von 20. In Abbildung b) und c) gibt es keine dauerhafte vollständige Synchronisierung, aber eine starke Tendenz zu Oszillation mit der gleichen Phase.

Bei identischem Rauschen für alle Populationen findet eine vollständige Synchronisation der Oszillationen statt. Diese wird verhindert, wenn die Parameter der Populationen leicht unterschiedlich sind oder es zusätzlich zu der großen gemeinsamen noch eine kleine individuelle Rauschkomponente gibt. Jedoch gibt es auch dann noch eine stark präferierte gemeinsame Phase. Auch wenn die Ursache der zyklischen Dominanz also in den einzelnen Brutseen liegt, können durch ähnliche Umwelteinflüsse während der Zeit außerhalb des Sees die Oszillationen nach sehr langer Zeit größtenteils synchronisiert werden. Die Tatsache, dass in der Natur früher die Oszillationen synchron waren widerspricht also nicht der Hypothese, dass zyklische Dominanz durch Räuber-Beute-Interaktion verursacht wird.

7.2 Zeitreihenanalyse durch Wavelettransformation

Ein bisher nicht berücksichtigter Aspekt von Rauschen ist, dass es gedämpfte Schwingungen anregen kann. Da in der Natur ständig stochastische Störungen vorkommen, kann im Prinzip auch ein Effekt welcher nur eine gedämpfte Vierjahresoszillation verursacht für zyklische Dominanz verantwortlich sein. Ein offensichtlicher Kandidat für einen solchen Effekt ist der Lebenszy-

klus der Rotlachse. Wird dieser ohne Räuber-Beute-Dynamik modelliert, zeigt das resultierende System eine gedämpfte Schwingung.

Die These, dass sogenannte Kohortenresonanz der Grund für die zyklische Dominanz der Rotlachse ist, wird von Myers et al. (1998) und White et al. (2014) vertreten. Deren Modelle enthalten nur die Wanderung der Rotlachse, eine sättigende Relation zwischen der Anzahl laichender Lachse und den erzeugten Nachkommen, und Rauschen. Dies kann Zeitreihen erzeugen, welche den in der Natur gemessenen sehr ähnlich sind; sowohl den konsistent oszillierenden als auch den nur intermittent oszillierenden. Jedoch ist diese Ähnlichkeit sehr kurzlebig, da für sie immer bestimmte Zufallsereignisse nötig sind. Konsistente Oszillationen sind in solchen Modellen extrem selten.

Eine Kombination von Kohortenresonanz und Räuber-Beute-Interaktion sollte besser in der Lage sein, solche Zeitreihen zu beschreiben, und auch die Entstehung intermittent oszillierender Zeitreihen in einem solchen Modell erscheint plausibel. In diesem Kapitel wird diese Hypothese an einer stochastischen Version des vereinfachten Modells ohne Zooplankton aus Abschnitt 5.3 bestätigt. Diese wird zunächst eingeführt. Danach werden die von White et al. (2014) entwickelten und hier verwendeten Kenngrößen C für die Konsistenz der zyklischen Dominanz und D für ihre Stärke definiert.

In seiner Bachelorarbeit mit dem Titel “Untersuchung der Populationsdynamik kanadischer Rotlachse mittels Wavelet-Analyse” (Wildner 2014) portierte Christian Wildner den von White et al. (2014) als Supplement zum Artikel zur Verfügung gestellten MATLAB Code in octave. Dieses Programm wurde nachfolgend zur Berechnung der Kenngrößen verwendet. Zunächst wurden die Modellparameter anhand der Kenngrößen angepasst, um realistischere Wertepaare von C und D zu erhalten. Für jedes Parameterset sind jedoch je nach Zufallszahlen viele verschiedene Werte von C und D möglich.

Es wurde geprüft, welche Parameter zu realistischen Zeitreihen führen, und dann in diesem Ensemble von Parameterwerten nach systematischen Einflüssen gesucht. Auch in dieser Betrachtungsweise stellte sich heraus, dass gute Wachstumsbedingungen und starke Räuberkopplung das Auftreten zyklischer Dominanz fördern.

7.2.1 Modell

Das verwendete Modell ist eine Variante des in 5.3 vorgestellten Zweispeziesmodells. Die Gleichungen sind beinahe unverändert, es wird nur die Anzahl der laichenden Rotlachse mit einer lognormalverteilten Zufallszahl multipliziert. Dies ist sehr ähnlich zu Rauschen vom Typ A aus dem vorigen Abschnitt. Die Modellgleichungen werden zur Übersichtlichkeit kurz wiederholt:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}F_n(t) &= rF_n \left(1 - \frac{F_n}{K}\right) - f(F_n, P_n)P_n \\ \frac{d}{dt}P_n(t) &= \lambda f(F_n, P_n)P_n - dP_n.\end{aligned}\tag{7.9}$$

Die Rotlachse F wachsen mit maximaler Rate r logistisch bis zur Kapazität K . Der Räuber P verliert Biomasse mit Respirationsrate d . Er frisst die Rotlachse mit der funktionellen Antwort nach Beddington-De Angelis:

$$f(F_n, P_n) = \frac{IF_n}{B_0 + F_n + cP_n}.\tag{7.10}$$

Symbol	Parameter	Wert
T	Länge der Wachstumssaison	140 d
r	maximale Wachstumsrate der Junglachse	0.026 d^{-1}
K	Kapazität des Sees für Junglachse	2 g m^{-2}
λ	ökologische Effizienz der Räuber	0.85
d	Sterberate der Räuber	0.0048 d^{-1}
I	maximale Fressrate der Räuber	0.0192 d^{-1}
B_0	Halbsättigungsdichte der Räuber	0.021 g m^{-2}
c	Konkurrenzkoefizient der Räuber	0.52
s_w	Überwinterungsrate der Räuber	0.85
ϵ	Anteil der mit fünf Jahren laichenden Lachse	0.1
a	Umrechnungsfaktor von Biomassendichte in Individuendichte	0.01 g^{-1}
b	produzierte Junglachsbiomasse pro laichendem Lachs	12.8 g
K_S	Kapazität des Laichgrunds	0.1 g m^{-2}

Tabelle 7.1: In diesem Kapitel verwendete Standardwerte für die Modellparameter. Sie wurden im Vergleich zu Abschnitt Guill et al. (2014) leicht angepasst, um die realen Daten besser zu beschreiben.

I ist die maximale Fressrate, B_0 die Halbsättigungsdichte (bei infinitesimaler Räuberichte), und c die Konkurrenzstärke. Die diskreten Gleichungen ohne Rauschen sind

$$\begin{aligned}
S_{n+1}(0) &= a((1 - \epsilon)F_{n-3}(T) + \epsilon F_{n-4}(T)) \\
F_{n+1}(0) &= \frac{bS_{n+1}}{1 + \frac{bS_{n+1}}{K_S}} \\
P_{n+1}(0) &= s_w P_n(T).
\end{aligned} \tag{7.11}$$

Die Parameterwerte wurden im Vergleich zu Abschnitt 5.3 leicht verändert und sind in Tabelle 7.1 aufgelistet.

Rauschen wird beinahe genau wie bei Typ A im vorigen Abschnitt ins System eingebaut. Es wird eine Folge x_n von lognormalverteilten Zufallszahlen generiert. Ihre Wahrscheinlichkeitsdichte ist also

$$p_\sigma(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma x} \exp\left(-\frac{(\ln x)^2}{2\sigma^2}\right), \quad x > 0. \tag{7.12}$$

Die Zahl der laichenden Lachse wird dann mit der Zufallszahl multipliziert. Dies geschieht vor dem Sättigungseffekt der Beverton-Holt Rekrutierungsfunktion, ist also nicht das selbe wie eine Multiplikation der Startbiomasse mit der Zufallszahl:

$$S_{n+1} = ax_n ((1 - \epsilon)F_{n-3}(T) + \epsilon F_{n-4}(T)). \tag{7.13}$$

Der Parameter σ gibt wieder die Stärke des Rauschens an. Die Dynamik ist ähnlich wie im vorigen Abschnitt. Es treten Fluktuationen um den deterministischen Attraktor auf, welche mit höherem σ stärker werden. Auch hier können bei starkem Rauschen Phasensprünge auftreten.

7.2.2 Analysemethode

Die Kenngrößen C für die Konsistenz der zyklischen Dominanz und D für ihre Stärke errechnen White et al. (2014) unter Verwendung einer Wavelettransformation der Zeitreihe. Diese wird nach der von Torrence et al. (1998) beschriebenen Methode berechnet. Die Wavelettransformation ist der Fouriertransformation verwandt. Wie diese liefert sie Informationen über die in einem Signal enthaltenen Frequenzen. Jedoch gibt die Wavelettransformation für jeden Zeitpunkt ein um diesen lokalisiertes Frequenzspektrum an. Es können also nicht nur über die gesamte Zeitreihe hinweg auftretende Oszillationen analysiert werden, sondern auch das An- und Abschwelen einer Schwingung im Zeitverlauf. Es werden kurz die zur Berechnung von C und D nötigen Grundlagen erklärt, danach werden die beiden Kenngrößen definiert.

Da diskrete Zeitreihen vorliegen, wird auch die diskrete Wavelettransformation der Folge f_n benutzt:

$$W_n(s) = \sum_{n'=0}^{N-1} f_{n'} \Psi^* \left(\frac{(n' - n) \delta t}{s} \right). \quad (7.14)$$

δt ist das zwischen zwei Punkten liegende Zeitintervall, in diesem Fall also ein Jahr. Die betrachtete Periode ergibt sich aus dem Skalenfaktor s . $\Psi(\eta)$ ist die verwendete Waveletfunktion, welche aus einer Basisfunktion Ψ_0 gebildet wird. Ψ^* steht für ihr komplex konjugiertes. In dieser Arbeit wird das Morlet-Wavelet mit $\omega_0 = 6$ verwendet:

$$\Psi_0(\eta) = \pi^{-1/4} \exp(i\omega_0\eta) \exp\left(-\frac{\eta^2}{2}\right). \quad (7.15)$$

Es handelt sich dabei um eine Ebene Welle, die mit einer Gaußkurve moduliert ist. Die Transformation kann mit Hilfe des Faltungstheorems auch effizienter berechnet werden (siehe Torrence et al. 1998).

Um für jeden Zeitschritt ein Skalenspektrum zu erhalten, muss die Transformation an allen Zeitschritten n und auf allen gewünschten Skalen s durchgeführt werden. Die in dieser Arbeit verwendeten Skalen sind

$$s_k = 2^{1+\frac{1}{4}k}, \quad k = 0, \dots, 9. \quad (7.16)$$

Die betrachteten Perioden liegen also zwischen zwei und acht Jahren.

Um für eine Zeitreihe das zugehörige C und D zu bestimmen, initialisieren wir das Modell zunächst mit zufälligen Startwerten und simulieren 2000 Jahre. Für die letzten 50 davon wird die Dichte laichender Lachse S_n aufgenommen, dann wird der Zehnerlogarithmus dieser Zeitreihe genommen. Nach der obigen Methode wird ein Waveletspektrum $W_{k,n}$ mit Periode s_k und Zeitpunkt n berechnet. Daraus wird die relative Oszillationsstärke in jeder Periode bestimmt:

$$W'_{T,n} = \frac{|W_{T,n}|^2}{\sum_{k=1}^{k_{max}} |W_{k,n}|^2}. \quad (7.17)$$

Aus dieser wird die Konsistenz bei Periode s_T nach folgender Formel berechnet:

$$C = \frac{\overline{W'_{T,n}}}{1 + \sqrt{\text{var}(W'_{T,n})}}. \quad (7.18)$$

$\overline{W}'_{T,n}$ steht für das arithmetische Mittel über alle Zeiten n . Um Randeffekte zu vermeiden werden jedoch nur jene Zeiten verwendet, die weit genug von den Enden der Zeitreihe entfernt sind. Bei einer Zeitreihe von 50 Jahren sind dies die inneren 30 Jahre. C liegt immer zwischen 0 und 1. Es ist hoch, wenn die Oszillationsstärke bei Periode s_T hoch ist und wenig variiert. In dieser Arbeit wird nur $s_T = 4$ betrachtet, da die Rotlachse im Fraser River mit Periode vier oszillieren. In den natürlichen Zeitreihen reicht C etwa von 0.1 bis 0.5.

Die Betrachtung der relativen Oszillationsstärke zerstört die Information über die tatsächliche Amplitude der Oszillation. C sagt uns nur ob eine Zeitreihe konsistent mit Periode vier oszilliert, jedoch nicht wie stark. Diese Information ist in der Dominanz D enthalten. Zuerst werden alle Datenpunkte, für die das Maximum der Oszillationsstärke nicht bei Periode vier ist, aus der Zeitreihe entfernt. In dieser reduzierten Zeitreihe wird für jedes Fenster von vier Jahren (also eine Periode) die Differenz zwischen dem höchsten Punkt und den anderen drei gemittelt:

$$D_i = \frac{4}{3} \max_{j=i, \dots, i+3} (x_j) - \frac{1}{3} \sum_{j=i}^{i+3} x_j, \quad i = 1, \dots, N - 3. \quad (7.19)$$

Schließlich wird noch einmal über alle Fenster gemittelt:

$$D = \overline{D}_i. \quad (7.20)$$

D kann als mittlerer logarithmischer Abstand zwischen dem höchsten Punkt in jedem Zyklus und den niedrigeren verstanden werden. In den untersuchten natürlichen Zeitreihen lag D etwa zwischen 0.4 und 2.2.

Die Werte von C und D für die Rotlachspopulationen im Fraser River sind in Tabelle 7.2 aufgelistet. Abbildung 7.7 zeigt einige Zeitreihen – Messdaten und Simulationsdaten – zusammen mit ihren zugehörigen Werten von C und D . Weitere Beispiele und auch die zugehörigen Waveletspektren sind bei White et al. (2014) zu finden.

7.2.3 Ergebnisse

Die Zeitreihen in der Natur sind “nur” einige Jahrzehnte lang, in Simulationen können jedoch beliebig lange Zeitreihen erzeugt werden. Damit natürliche Daten und Simulationsdaten verglichen werden können, werden immer nur die letzten 50 Jahre der simulierten Zeitreihen verwendet. Um zu zeigen, wie stark C und D bei gleichen Werten der Modellparameter schwanken, werden jedoch zunächst zwei längere Zeitreihen und die korrespondierenden Werte von C und D für kurze Ausschnitte betrachtet. Danach wird nach systematischen Einflüssen der Modellparameter gesucht. Dazu werden Parameterwerte zufällig aus gewissen Intervallen gewählt und für eine zugehörige Zeitreihe C und D bestimmt. So kann man erkennen, welchen Wertebereich das Modell abdeckt.

Schließlich werden jene Parameterwerte genauer betrachtet, für welche sich die Werte von C und D in der Nähe derer einer natürlichen Lachspopulation befinden. Es wird festgestellt, dass Parametersets mit starker Räuberkopplung und solche mit guten Wachstumsbedingungen für die Rotlachse eher zu konsistenten Zyklen führen. Stärkeres Rauschen liegt eher bei niedriger Konsistenz vor, führt also zu intermittenten Oszillationen.

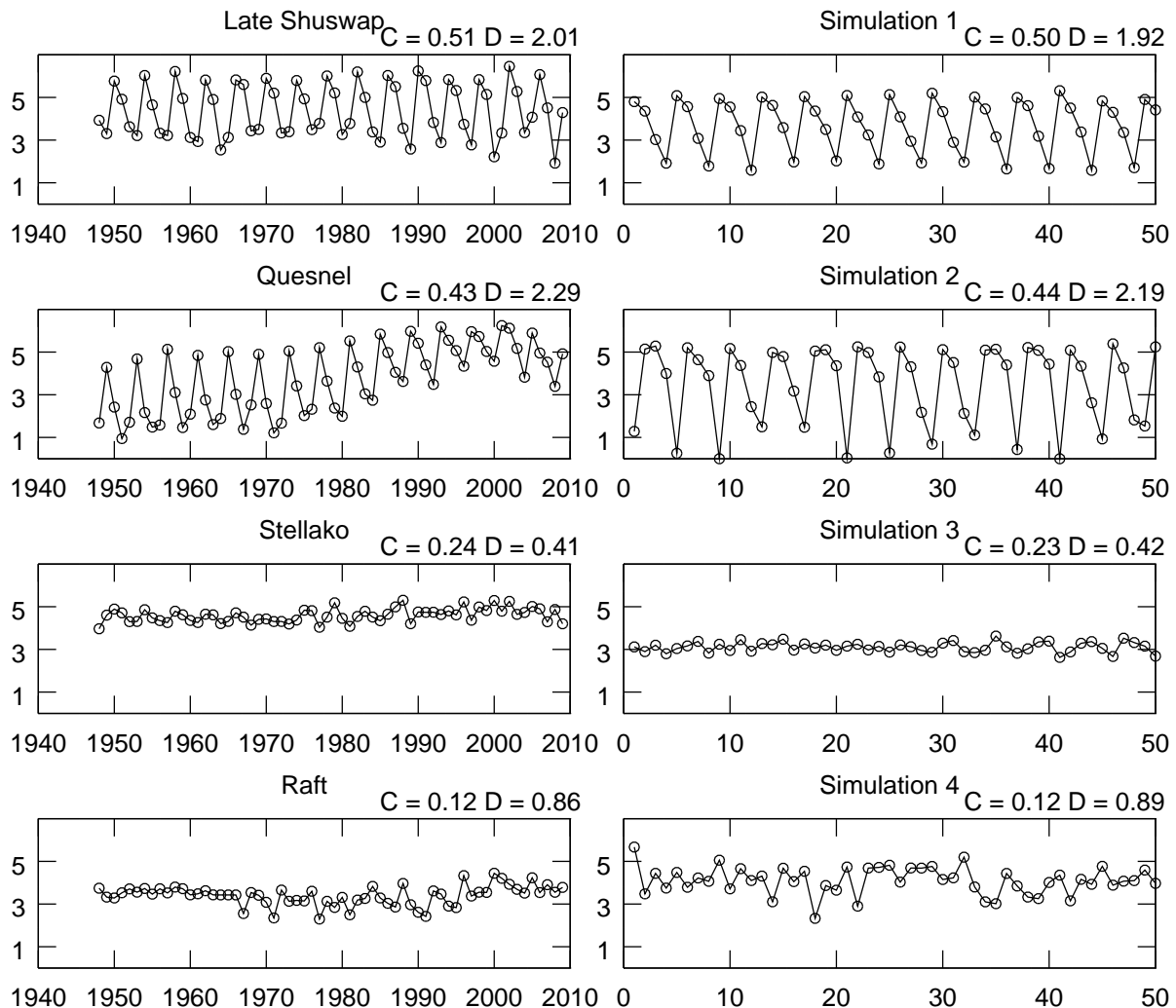


Abbildung 7.7: Anzahl laichender Rotlachse in vier Seen im Fraser River System, und Simulationsergebnisse mit ähnlichen Werten von C und D . Die Zeitreihen sind logarithmisch aufgetragen. Die Parameterwerte der Simulationen wurden zufällig gesetzt (siehe Abschnitt 7.2.3), dann wurden solche ausgewählt, für die C und D in der Nähe der entsprechenden natürlichen Zeitreihe war. Die Dichte laichender Lachse in den Simulationsergebnissen wurde um den Faktor 10^6 hochskaliert, damit ihre Größenordnung ähnlich der der realen Anzahl laichender Lachse ist.

#	Name	C	D
1	Weaver	0.02	0.22
2	Pitt	0.02	0.31
3	Birkenhead	0.08	0.42
4	Stellako	0.24	0.45
5	Fennell	0.13	0.57
6	Chilko	0.18	0.59
7	Portage	0.26	0.60
8	Gates	0.22	0.64
9	Harrison	0.12	0.67
10	Early Stuart	0.13	0.70
11	Seymour	0.34	0.73
12	Cultus	0.29	0.74
13	Raft	0.12	0.87
14	Bowron	0.18	0.88
15	Nadina	0.19	1.00
16	Late Stuart	0.28	1.57
17	Late Shuswap	0.51	1.91
18	Quesnel	0.43	2.18

Tabelle 7.2: Konsistenz C und Dominanz D der Rotlachspopulationen des Fraser River (White et al. 2014). Die Nummern der Seen werden in späteren Abbildungen 7.10 zur Identifikation verwendet.

Beispielzeitreihen

Um C und D zum Vergleich von Simulationszeitreihen mit natürlichen Daten zu verwenden, müssen wir zunächst verstehen, was uns diese Werte über Zeitreihen sagen und welche Werte zu erwarten sind. Einige Zeitreihen sind in Abbildung 7.7 gezeigt. Um das Langzeitverhalten im Modell besser zu verstehen und einen Überblick über die möglichen Muster zu geben, werden zwei lange Zeitreihen mit Rauschen betrachtet. Für diese werden die Werte von C und D für jedes Fenster von 50 Jahren berechnet. Dies ist in Abbildung 7.8 zu sehen, sowohl für Parameterwerte, bei denen der Attraktor des deterministischen Modells zyklisch ist, als auch für den Fall des Fixpunkts. Beide Zeitreihen zeigen häufig Oszillationen, die dem Muster der zyklischen Dominanz ähnlich sind. Jedoch sind diese wesentlich stabiler, wenn der Attraktor bereits zyklisch ist.

In der Zeitreihe mit Fixpunktattraktor fluktuiert C rapide zwischen 0.05 und 0.45, während D zwischen 0.2 und 1.5 liegt. Mit zyklischem Attraktor sind C und D relativ konsistent hoch: C liegt größtenteils zwischen 0.35 und 0.55, fällt aber selten bis auf 0.15 ab. D liegt meist zwischen 1.2 und 1.5, kann jedoch auf 0.7 absinken. In den natürlichen Daten liegt C etwa zwischen 0.1 und 0.5, D zwischen 0.4 und 2.2.

Das gelegentliche Absinken der Werte beim zyklischen Attraktor kann anhand der Zeitreihe verstanden werden. Die Oszillation bricht kurzzeitig zusammen oder wechselt zu einer Periode von zwei, so dass Periode vier nicht mehr die stärkste Oszillationskomponente ist. Die Kenngrößen werden nur für einen Zeitraum von 30 Jahren berechnet (die ersten und letzten 10 Jahre

des 50 Jahre langen Ausschnitts werden ignoriert um Randeffekte der Wavelettransformation zu vermeiden). Selbst wenn die Viereroszillation während des Großteils der 30 betrachteten Jahre immer noch dominant ist, verursachen die wenigen Jahre mit anderer Dynamik ein starkes Absinken von C . Der Name Konsistenz ist für C also sehr passend: Sie ist nur hoch, wenn die Oszillation mit Periode vier tatsächlich konsistent vorliegt.

Die Erhöhung von D beim zyklischen Attraktor liegt unter anderem am erhöhten Nährstoffniveau K . Durch dieses können größere Lachsdichten auftreten. Dies erhöht auch die möglichen Räuberdichten, was wiederum die niedrigsten auftretenden Lachsdichten senkt. Damit wird das Spektrum auftretender Werte breiter und D wird größer.

Zufällige Parameterwerte

Wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, werden die Werte von C und D sehr stark vom Zufall beeinflusst. Ihre Verteilung hängt jedoch von den Parameterwerten ab. Um das im Modell mögliche Spektrum von C und D herauszufinden, wurden die Werte für zwei Millionen Zeitreihen mit zufälligen Sets von Parameterwerten bestimmt. Es wurde jeweils für 2000 Jahre simuliert, die letzten 50 Jahre der Zeitreihe wurden analysiert.

Die Parameter wurden dazu gleichverteilt aus Intervallen von 50% bis 150% ihres Standardwerts gezogen. Es gibt mehrere Ausnahmen: Die ökologische Effizienz λ wurde konstant gehalten, da die Schätzungen für diese sehr gut etabliert sind. Auch der Umrechnungsfaktor a zwischen Biomassendichte und Individuendichte bleibt unverändert. Die Rauschstärke σ wurde zwischen 0.2 und 1.4 variiert, um einen großen Bereich vorstellbarer Situationen abzudecken. Der Minimalwert ist größer null, da in der Natur immer eine gewisse Variabilität vorhanden ist. Der Maximalwert wurde so gewählt, dass die Dynamik noch nicht vollkommen durch Rauschen beherrscht wird. Die Länge der Wachstumsaison T wurde nur zwischen zwei Dritteln und vier Dritteln ihres Standardwerts variiert, da sie in der Natur durch das Schlüpfen der Junglachse im Frühjahr und das Zufrieren des Sees im Winter beschränkt ist. Da wir annehmen, dass die Räuber im Winter nicht wachsen, wurde die Überlebensrate der Räuber s_w zwischen 0.7 und 1 gewählt. Die maximale Fressrate ist mit der Respirationsrate verknüpft, sie wurde auf $I = 4d$ gesetzt.

Das resultierende Histogramm ist in Abbildung 7.9 dargestellt. Die meisten Wertepaare aus der Natur liegen innerhalb der Verteilung, 7.3% der Paare sind sehr nahe bei einem aus der Natur, 23% sind ihnen nahe. Als "sehr nahe" wird der Abstand bezeichnet, wenn C sich um weniger als 0.0125 von dem einer der Populationen im Fraser River unterscheidet und D um weniger als 0.0625 vom Wert der selben Population. Das sich ergebende Rechteck deckt in beiden Richtungen etwa 5% des beobachteten Wertebereichs ab. Als "nahe" werden die Punkte bezeichnet, die nicht mehr als doppelt so weit entfernt sind wie in der Definition von sehr nahe.

Nur zwei Wertepaare liegen offensichtlich außerhalb der Verteilung, sie haben extrem niedriges C . Diese gehören zu Pitt Lake und Weaver Lake. Über Pitt Lake ist bekannt, dass Räuber keinen merklichen Einfluss auf die Populationsdynamik der dort lebenden Junglachse haben (Diewert et al. 1992). Außerdem verbringen die dort aufwachsenden Lachse weit häufiger als andere Population aus dem Fraser River ein weiteres Jahr im Ozean (Henderson et al. 1991). Die Modellannahmen treffen auf diesen See also nicht zu.

Wenn die Lachspopulation ausstarb, wurden C und D auf 0 gesetzt. Dies trat in etwa 9.2% der Fälle ein. Entweder waren die Startwerte ungünstig, es geschah eine Reihe unvorteilhafter Störungen oder die Parameter waren einfach nicht für ein Überleben der Rotlachse geeignet.

Schließlich gibt es noch einen geringen Anteil von 2.9% bei dem D null ist, aber C nicht. Dies passiert, wenn Periode vier im Waveletspektrum nicht oft genug dominant ist, um D zu berechnen.

Trends der Parameterwerte

Um systematische Effekte der Parameterwerte zu identifizieren, werden nun nur noch solche Parametersets betrachtet, für die C und D sehr nahe an den Werten einer natürlichen Population lagen. In Abbildung 7.10 ist ihre Verteilung für jede der natürlichen Populationen mit Boxplots gezeigt. Es ist zu beobachten, dass die Verteilung bei den meisten Parametern relativ gleichmäßig ist. Der Median liegt nahe dem Mittelwert des Intervalls aus dem der Parameterwert gezogen wurde und die Werte sind auch etwa gleichmäßig über das Intervall verteilt. Auch sind die Mittelwerte der meisten Parameter für verschiedene Seen ähnlich. Es scheint also so, als ob die Abhängigkeit von den meisten Parameterwerten relativ schwach ist. Zwischen Seen mit zyklischer Dominanz und solchen mit intermittenten Oszillationen gibt es jedoch gewisse Unterschiede.

Eine Ausnahme bildet die Rauschstärke σ . Die Verteilung dieses Parameters ist wesentlich schmäler als bei den anderen, und es besteht eine deutliche Korrelation mit der Dominanz D . Stärkeres Rauschen führt zu stärkerer Oszillation mit Periode vier. Dieser Zusammenhang gilt jedoch nicht für die Populationen mit starker zyklischer Dominanz. Zur Reproduktion der C und D Werte von Quesnel Lake und Shuswap Lake ist wesentlich weniger Rauschen nötig, als bei Populationen mit geringerem D . Dies weist darauf hin, dass die dort beobachteten Oszillationen im Modell sehr gut durch den Fall des zyklischen Attraktors beschrieben werden. Die Oszillation wird also nicht durch Rauschen angeregt, sondern wird durch die Populationsdynamik erzeugt.

Beim Vergleich zwischen Populationen mit zyklischer Dominanz und solchen mit intermittenten Oszillationen können drei Gruppen von Parametern identifiziert werden. Eine davon besteht aus den Parametern, welche die Lebensbedingungen der Rotlachse im See betreffen: Das Nährstoffniveau K , die maximale Wachstumsrate r , die Kapazität der Laichgründe K_s und die Länge der Wachstumssaison T . Im Mittel sind alle diese Parameter bei stark zyklischen Zeitreihen höher als bei solchen mit intermittenten Oszillationen. Im Modell sind konsistente Oszillationen also in den Seen wahrscheinlicher, in denen die Rotlachse gut wachsen können.

Die zweite Parametergruppe betrifft die Interaktion zwischen Rotlachsen und Räuber. Sie besteht aus der maximalen Fressrate I und der daran gekoppelten Respirationsrate der Räuber d , den Sättigungsparametern der funktionellen Antwort B_0 und c , und der Überlebensrate des Räubers im Winter s_w . Bei stark zyklischen Zeitreihen treten für diese Parameter eher Werte auf, die zu einer starken Kopplung des Räubers an die Rotlachse führen. Die funktionelle Antwort wird sowohl durch ein größeres Maximum als auch durch schwächere Sättigung erhöht. Auch die Überlebensrate im Winter ist in zyklischen Zeitreihen höher. Die Rotlachse müssen also nicht nur gut wachsen können, sondern auch starker Prädation ausgesetzt sein. Die guten Wachstumsbedingungen helfen dabei, dem Prädationsdruck standzuhalten.

Außerdem gibt es Parameter, die das Leben der Lachse im Meer beschreiben. Der Anteil der im fünften Lebensjahr laichenden Lachse ϵ ist bei zyklischen Zeitreihen geringfügig kleiner als sonst. Ist also die Generationslänge näher an vier Jahren, wird die Oszillation mit dieser Periode begünstigt. Die Änderung von ϵ zwischen 0.05 und 0.15 stellt jedoch nur eine kleine Änderung der Generationslänge dar. Größere Änderungen könnten durchaus relevant sein, beispielsweise laichen die Lachse in Alaska größtenteils mit fünf Jahren. Bei diesen werden auch Oszillatio-

nen mit einer Periode von fünf Jahren beobachtet. Die Startbiomasse pro laichendem Lachs b zeigt keinen Erkennbaren Unterschied zwischen konsistent zyklischen Zeitreihen und anderen. Was im Ozean geschieht scheint also für die zyklische Dominanz nicht wichtig zu sein. Die Modellierung dieses Lebensabschnitts ist jedoch bewusst einfach gehalten. Würden dichte- oder zeitabhängige Effekte eingebaut könnten diese vermutlich ebenfalls das Auftreten zyklischer Dominanz unterstützen. Die fehlende Synchronizität der in der Natur beobachteten Oszillationen widerspricht jedoch dieser These.

7.3 Diskussion

In diesem Kapitel wurden zwei stochastische Modelle für die Populationsdynamik der Rotlachse eingeführt. Zunächst wurden die Auswirkungen stochastischer Störungen an verschiedenen Stellen im Lebenszyklus auf die Dynamik des Originalmodells von Guill und Drossel festgestellt. Die Biomassendichten folgen im wesentlichen dem Attraktor des zugehörigen deterministischen Modells, schwanken dabei jedoch auch zufällig. Nur extrem starke Störungen sind in der Lage, die Populationsdynamik zu dominieren. Bei zyklisch dominanten Zeitreihen kann sich außerdem ab einer gewissen Stärke des Rauschens die Phase der Oszillation ändern. Dies geschieht jedoch nicht instantan durch einzelne Zufallsereignisse, sondern ist ein dynamischer Vorgang. Durch zufällige Störung kann das System in den Einzugsbereich des Attraktors einer anderen Phase überführt werden, und nähert sich dann langsam diesem neuen Attraktor an.

Die Stärke der Fluktuationen wurde quantifiziert. Sie nimmt erwartungsgemäß mit der Rauschstärke zu. Störungen, die direkt die Biomasse betreffen, führen bei gleicher zu Grunde liegender Rauschstärke zu stärkeren Fluktuationen der Biomassendichten als solche, die Biomasse nur verschieben. Die Häufigkeit von Phasensprüngen ist für kleine Rauschstärken null, nimmt jedoch ab einem gewissen Schwellwert zu. Die Abhängigkeit von der Fluktuationsstärke ist ähnlich. Hier zeigt sich, dass bei gleicher Fluktuationsstärke solche Störungen, die Biomasse von einem Jahr ins andere verschieben, mehr Phasensprünge erzeugen.

Danach wurden die Zeitreihen einer stochastischen Version des vereinfachten Modells aus 5.3 mit Messdaten verglichen. Dabei wurde gezeigt, dass die in Abschnitt 5.2.3 diskutierten Bedingungen für zyklische Dominanz auch im stochastischen Fall bestehen bleiben. Da der Zufall großen Einfluss auf die letztendlichen Eigenschaften der Zeitreihen hat liegen nun keine klaren Regeln mehr vor, es lassen sich jedoch Trends identifizieren: konsistente Oszillationen sind wahrscheinlicher, wenn gute Wachstumsbedingungen für die Rotlachse und starke Kopplung an einen Räuber vorliegen.

Ein weiteres wichtiges Ergebnis aus diesem Vergleich ist, dass die deterministischen Modelle nicht in der Lage sind, alle Eigenschaften der natürlichen Zeitreihen zu reproduzieren. Diese zeigen oft kurzzeitige durch eine Störung angeregte Oszillationen, welche schnell wieder abklingen. Solche intermittenten Oszillationen tauchen in den deterministischen Modellen nicht auf. Rauschen ist also ein notwendiger Bestandteil realistischer Modelle für die Populationsdynamik der Rotlachse.

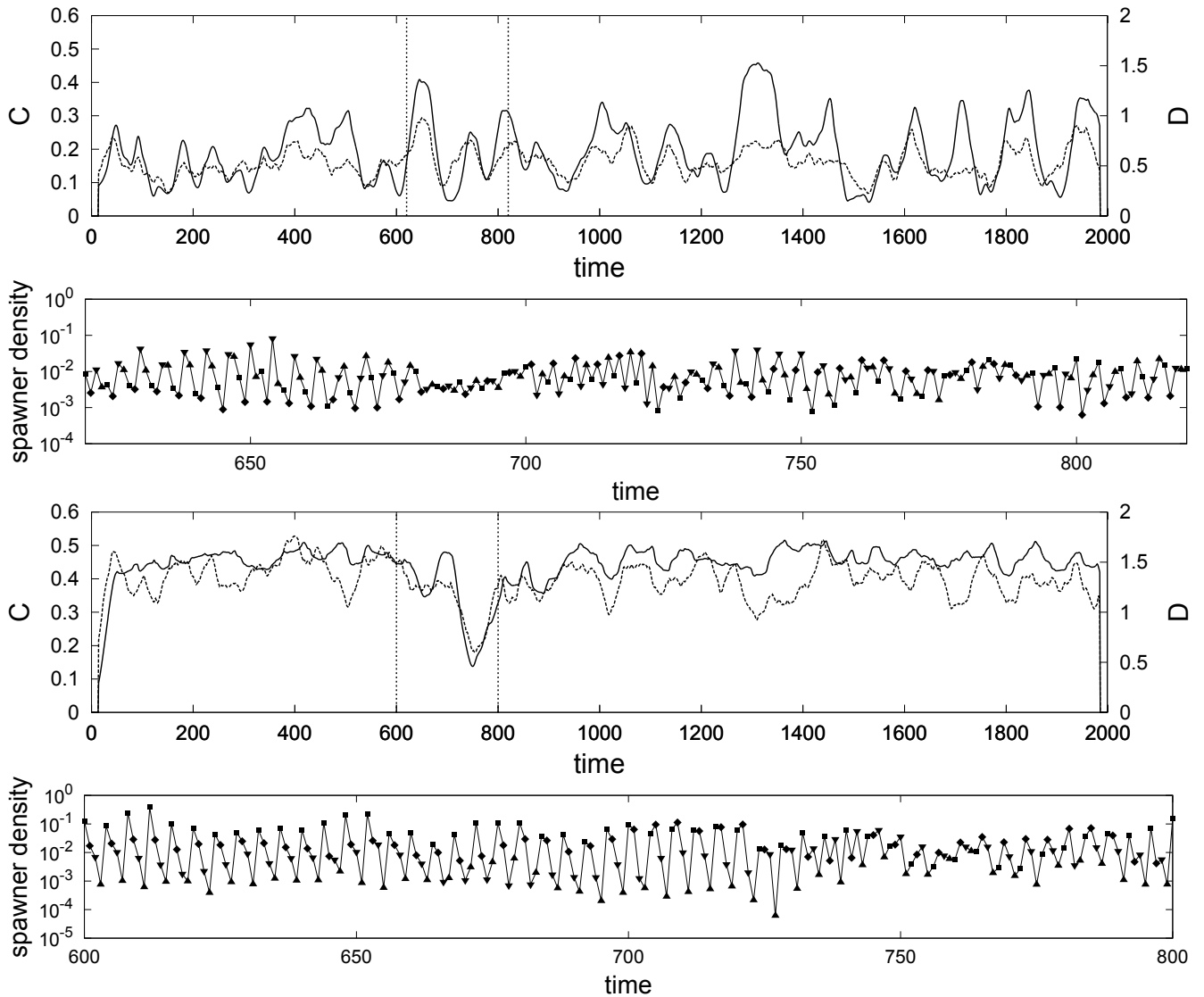


Abbildung 7.8: Werte der Konsistenz C und Dominanz D im Laufe einer 2000 Jahre umfassenden Simulation (ungerade Reihen) und Teile der zugehörigen Zeitreihen (gerade Reihen). In den beiden oberen Reihen wäre der Attraktor ohne Rauschen ein Fixpunkt ($K = 0.3 \text{ g m}^{-2}$), in den unteren beiden ein Grenzyklus ($K = 2 \text{ g m}^{-2}$). Die Rauschstärke σ ist in beiden Fällen 0.5, alle anderen Parameter liegen bei den in Tabelle 7.1 aufgelisteten Standardwerten. Die Entwicklung von C und D mit der Zeit wird mittels eines laufenden Fensters von 50 Jahren über die gesamte Zeitreihe berechnet. Die senkrechten Striche markieren Beginn und Ende des gezeigten Zeitreihenausschnitts. C ist als durchgezogene Linie dargestellt und verwendet die linke Achse, D als gestrichelte Linie mit der rechten Achse.

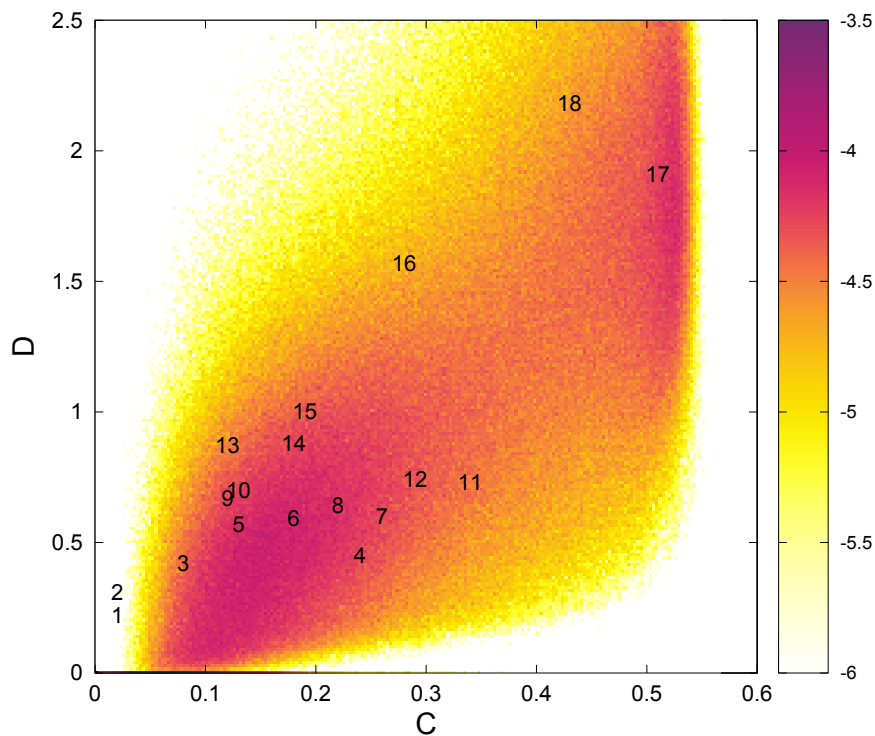


Abbildung 7.9: Dichteplot der Verteilung von C und D bei Variation vieler Parameterwerte. Die Farben geben hierbei den Logarithmus der Anzahl der Punkte in einem gewissen Bereich an. In den dunkelsten Bereichen liegen also um mehrere Größenordnungen mehr Punkte als in den hellsten. Die Werte von C und D vieler Rotlachspopulationen aus dem Fraser River sind als Zahlen eingetragen, die Namen der zugehörigen Seen sind in Tabelle 7.2 zu finden.

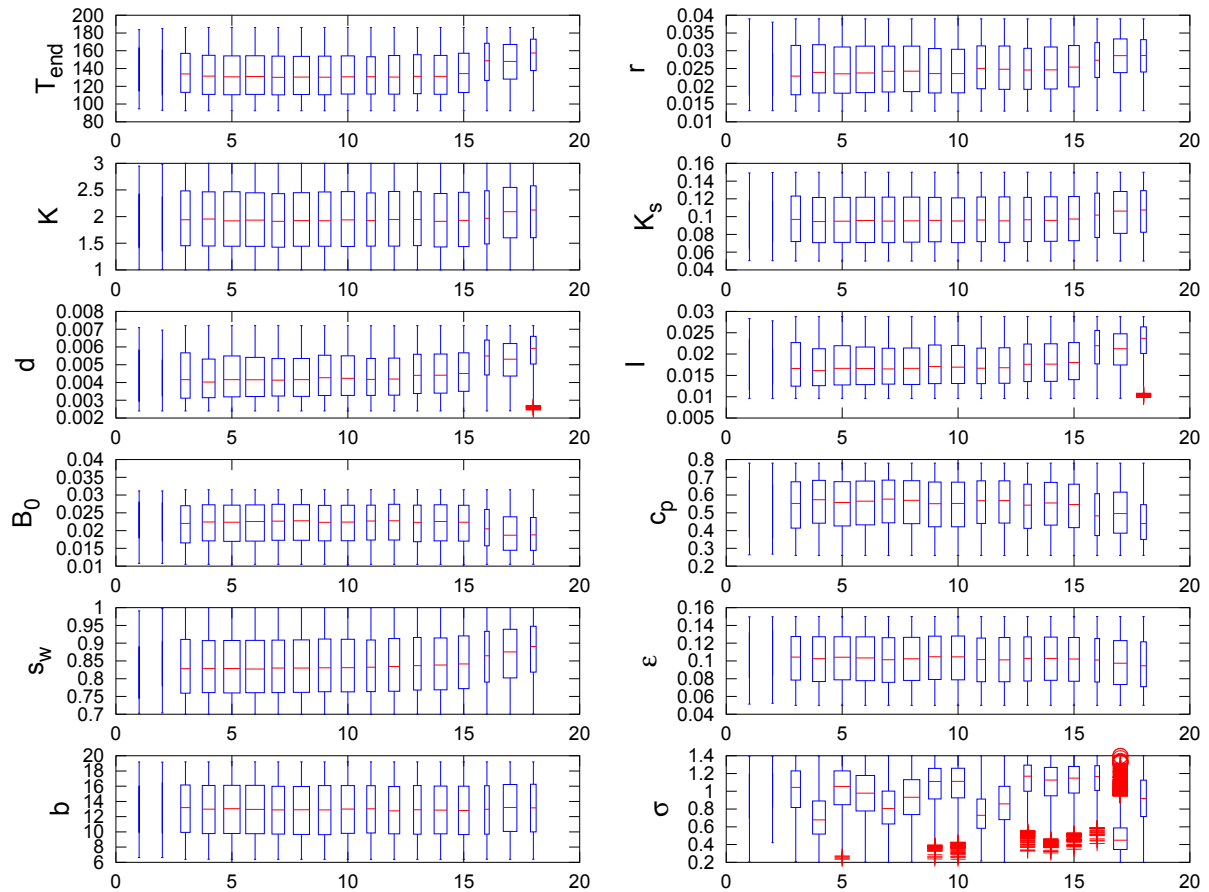


Abbildung 7.10: Überblick, welche Parameterwerte die Werte C und D in den verschiedenen Populationen am besten reproduzieren. Die Populationen sind nach ihrer Größe von D geordnet, die Zuordnung der Zahlen ist in Tabelle 7.2 gegeben. Early Stuart (16), Late Shuswap (17) und Quesnel (18) zeigen starke zyklische Dominanz. Die Verteilungen der Parameter für die einzelnen Populationen sind als Boxplot dargestellt. Die Box umschließt das zweite und dritte Quartil der Datenpunkte. Der Rote Strich in ihrer Mitte gibt den Median an. Die Breite der Box weist auf die Anzahl der betrachteten Punkte hin. Die senkrechten Linien gehen bis zum Minimum und Maximum der Verteilung. Dabei werden jedoch Ausreißer nicht beachtet, diese werden als zusätzliche Punkte eingetragen. Als Ausreißer sind Punkte definiert, die mehr als 1,5-mal so weit vom Rand der Box entfernt sind wie diese hoch ist.



8 Fazit

Die Arbeit lässt sich in zwei große Blöcke unterteilen, die beide zum Themenkomplex Populationsdynamik und Populationsoszillationen gehören. In Kapitel 4 wurden allgemein die Auswirkungen unterschiedlicher Konkurrenzterme auf die Dynamik kurzer Nahrungsketten betrachtet. In den Kapiteln 5 bis 7 wurde ein konkretes Modell der Populationsdynamik kanadischer Rotlachse untersucht und um eine konkurrierende Spezies und um stochastische Störungen erweitert. Es wird nun auf beide Teile getrennt eingegangen.

Der erste Teil beschäftigt sich mit Modellen der Populationsdynamik von zwei oder drei Spezies. Dabei frisst ein Räuber eine Basalart, beziehungsweise ein oberer Räuber frisst einen unteren Räuber, welcher sich von der Basalart ernährt. Es wurde für beide Fälle jeweils ein Modell ohne Konkurrenz, mit Interferenzkonkurrenz, und mit einer Dichtebeschränkung für die Räuber aufgestellt. Die Modellierung geschieht mittels eines kontinuierlichen dynamischen Systems, welches numerisch auf Bifurkationen untersucht wurde. Es wurde also nach qualitativen Änderungen der Gleichgewichtsdynamik bei Variation der Modellparameter gesucht. Wichtig ist vor allem der Fall mit drei Spezies und Dichtebeschränkung, da für diesen noch keine ausführlichen Studien über die Dynamik mit Konkurrenz vorliegen.

Der wichtigste Modellparameter ist die maximal mögliche Beutebiomasse, welche die vorhandene Nährstoffdichte widerspiegelt. In Modellen ohne Konkurrenz wird beobachtet, dass eine Erhöhung des Nährstoffniveaus zu Populationsoszillationen führt. Die Biomassendichten beider Spezies unterliegen dann regelmäßigen Schwankungen und erreichen bei weiterer Erhöhung der Nährstoffdichte immer niedrigere Tiefstwerte. Bessere Lebensbedingungen führen somit zu einem erhöhten Aussterberisiko. Dieses "Paradoxon der Anreicherung" wird in der Natur so nicht beobachtet. Es zeigt sich, dass beide Varianten der Räuberkonkurrenz das Auftreten von Populationsoszillationen verhindern können, wenn die Konkurrenz stark genug ist. Wenn Oszillationen nicht ganz verhindert werden so wird zumindest ihr Beginn zu höheren Nährstoffniveaus verschoben. Dies geschieht, da starke Konkurrenz das Erreichen einer hohen Biomassendichte erschwert. So wird der Räuber auf ein Niveau eingeschränkt, welches dauerhaft von der Ressource leben kann, und der Zusammenbruch beider Populationen wird verhindert.

Bei schwächerer Konkurrenz zeigten sich jedoch große Unterschiede zwischen den beiden Varianten. Das Modell mit Dichtebeschränkung zeigt schon mit zwei Spezies katastrophale Übergänge, nämlich Sattelnodenbifurkationen und eine Infinite Period Bifurkation. Bei diesen kann eine kleine Änderung der Modellparameter nicht nur qualitative sondern auch plötzliche quantitative Veränderungen der Dynamik hervorrufen. Mit zwei Spezies ist das Modell mit Interferenzkonkurrenz frei von katastrophalen Übergängen, und es gibt für jede Parameterkombination nur einen stabilen nichttrivialen Attraktor.

Wird ein weiterer Räuber eingeführt so führt dies in allen betrachteten Modellen zu wesentlich komplexerer Dynamik. Auch durch die höhere Anzahl von Parametern wird die Analyse umfangreicher. Im Modell mit Dichtebeschränkung sind nun in größeren Parameterbereichen mehrere stabile Zustände möglich. Dadurch kann zum Beispiel Hysterese auftreten. Wieder sind katastrophale Übergänge verbreitet, und das Phasendiagramm ist teilweise sehr komplex. Auch im Modell mit Interferenzkonkurrenz können katastrophale Übergänge auftreten, und teilweise

gibt es auch hier koexistierende Attraktoren. Insgesamt ist die Dynamik jedoch wesentlich einfacher als mit Dichtebeschränkungen und die Phasendiagramme sind übersichtlicher.

Damit hat sich gezeigt, dass Dichtebeschränkungen besser zur Modellierung katastrophaler Übergänge geeignet sind, während Interferenzkonkurrenz ein einfacher vorhersehbares Systemverhalten liefert. Beide Ansätze haben daher sinnvolle Anwendungsgebiete.

Im zweiten Teil wird nicht mehr allgemeine Populationsdynamik betrachtet, sondern ein für kanadische Rotlachse maßgeschneidertes Modell wird untersucht und erweitert. Diese Fische zeigen eine einzigartige als zyklische Dominanz bezeichnete Populationsoszillation, welche durch ihre Stärke, ihre sehr regelmäßige Periode von vier Jahren und ihre Konsistenz auffällt. Um ihre Ursachen zu ergründen haben Guill et al. (2011a) ein Modell eingeführt, welches diese Oszillation relativ gut reproduziert. Es basiert auf dem Lebenszyklus der Rotlachse, kombiniert mit Kopplung der Jungfische an einen Räuber. Dabei wird der Lebenszyklus durch eine diskrete Abbildung wiedergegeben, die Interaktion mit dem Räuber mittels kontinuierlicher Gleichungen. Diese Kombination führt dazu, dass sich das Modell vielen herkömmlichen Analysemethoden entzieht, beispielsweise auch der im ersten Teil angewendeten numerischen Bifurkationsanalyse. Beide Aspekte sind jedoch notwendig um die Oszillation zu reproduzieren. In diesem möglichst einfachen Modell wurden zwei wichtige Faktoren vernachlässigt: Alternative Nahrungsquellen des Räubers können die Kopplung schwächen, und in der Natur liegt keine Gleichgewichtsdynamik vor, sondern es passieren ständig stochastische Störungen.

Um die Auswirkungen alternativer Nahrungsquellen herauszufinden wurden verschiedene Modellvarianten ausgearbeitet. Bei allen wurde ein mit den Rotlachsen konkurrierender Fisch in das Nahrungsnetz eingeführt. Dieser frisst die selbe Nahrung und wird vom selben Räuber gejagt. Zunächst wurde das Jagdverhalten des Räubers als statisch angenommen. Dies sorgte für eine starke durch den Räuber vermittelte Wechselwirkung zwischen den Konkurrenten, wodurch nur in einem kleinen Parameterbereich beide von ihnen überleben konnten. In einem Teil dieses Bereichs konnte auch zyklische Dominanz festgestellt werden, jedoch ist sie nur unter besonderen Umständen möglich.

Das Modell wurde nun um adaptives Jagdverhalten erweitert. Dies senkt das Aussterberisiko und führt zu einer Schwächung der durch den Räuber vermittelten Wechselwirkung. Es überleben nun in einem großen Parameterbereich beide Spezies, und Oszillationen treten bei hohem Nahrungsangebot generisch auf. Damit gibt das Modell die Natur – in der sowohl Koexistenz mit Konkurrenten als auch zyklische Dominanz auftreten – wesentlich besser wieder.

Als letzte Variante wurde die Modellierung des Konkurrenten auf die Kokaneelachse angepasst indem deren Lebenszyklus mit eingebaut wurde. Dazu wurde die Population des Konkurrenten in mehrere diskrete Altersklassen aufgeteilt. Es sind nun verschiedene Möglichkeiten denkbar, wie der Räuber seine Jagdanstrengungen adaptiv auf die beiden Populationen aufteilen kann. Kann gleichzeitig immer nur eine Altersklasse gejagt werden ergibt sich kein sinnvolles Bild: Die Dynamik ändert sich auf unintuitive Weise mit den Modellparametern und es treten oft Schwingungen mit einer Periode von zwei Jahren auf. Kann der Räuber jedoch alle kleinen Fische und alle großen Fische gleichzeitig jagen, so ergibt sich ein ähnliches Bild wie zuvor.

In all diesen Fällen wurde nur die Gleichgewichtsdynamik untersucht, welche jedoch in der Natur nicht vorliegt. Die Populationsdynamik wird von Umwelteinflüssen ständig in eine zufällige Richtung gedrängt, so dass ein Gleichgewicht nie exakt erreicht werden kann. Daher wurden Störungen an verschiedenen Stellen des Lebenszyklus, also im diskreten Teil des Modells, eingeführt. Die Interaktion mit dem Räuber war nicht direkt betroffen. Zunächst wurden die Einflüsse verschiedener Arten von Rauschen auf das Modell untersucht. Es führt vor al-

lem zu einer unregelmäßigeren Oszillation bei der gelegentlich Phasensprünge auftreten. Die Oszillation mit Periode vier bleibt jedoch bis zu sehr starkem Rauschen erhalten. Räuber-Beute-Interaktion kann also auch unter “realistischen Bedingungen” zyklische Dominanz hervorrufen.

Es können jedoch auch ohne die Kopplung an einen Räuber allein durch stochastische Störungen Populationsoszillationen verursacht werden. Diese sind jedoch weitaus weniger konsistent als die in der Natur beobachteten. Um diesen Aspekt zu beleuchten und außerdem das Modell quantitativ mit Felddaten zu vergleichen wurden von White et al. (2014) entwickelte Kenngrößen für die Konsistenz und Stärke der zyklischen Dominanz berechnet. Es wurde gezeigt, dass durch die Einbeziehung des Räubers ins Modell die in einigen Populationen vorliegende äußerst langlebige und konsistente Oszillation wesentlich besser reproduziert wird. Die in vielen Populationen auftretenden intermittenten Oszillationen kommen sowohl mit als auch ohne Räuber vor. Es zeigte sich, dass im Modell konsistente Oszillationen vor allem bei guten Wachstumsbedingungen für die Junglachse kombiniert mit einer starken Kopplung an den Räuber erfolgen.

Dies sind die selben Bedingungen für zyklische Dominanz, die schon zu Beginn des Projekts von Guill et al. (2011a) identifiziert wurden. Sie konnten sowohl in den Modellen mit Konkurrenten als auch in den stochastischen Modellen immer wieder bestätigt werden. Auch die vorliegenden biologischen Daten sind mit starker Räuberkopplung und guten Wachstumsbedingungen als Ursache der zyklischen Dominanz konsistent. Jedoch ist die aktuelle Datenlage zu schlecht, um alle Zweifel an der These auszuräumen. Nur in wenigen Seen wurde bisher die Interaktion der Rotlachse mit Räubern systematisch untersucht. Um Prädation als Ursache der zyklischen Dominanz zweifelsfrei zu bestätigen müssten jedoch in vielen Seen die Interaktionsraten zwischen Räubern, Rotlachsen und alternativen Beuten näherungsweise bestimmt werden. Angesichts der Aufwändigkeit solcher biologischen Untersuchungen erscheint dies utopisch.

Es spricht viel für Räuber-Beute-Interaktion als Ursache der zyklischen Dominanz und wenig dagegen. Jedoch ist diese These nur schwierig experimentell zu überprüfen. Wegen der ökologischen, kulturellen und ökonomischen Wichtigkeit der Rotlachse kann man jedoch sicher sein, dass sich weiterhin viele Menschen der Erforschung dieser interessanten Spezies widmen werden. So bleibt zu hoffen, dass die Ursachen der zyklischen Dominanz irgendwann abschließend geklärt werden. Die mir am sinnvollsten erscheinende Theorie ist die Kombination stochastischer Anregung mit einem dichteabhängigen Effekt wie der Räuber-Beute-Interaktion.



9 Bibliography

- Abrams, Peter A (2010). "Implications of flexible foraging for interspecific interactions: lessons from simple models". In: *Functional Ecology* 24.1, pp. 7–17.
- Aljetlawi, Albashir A, Erik Sparrevik, and Kjell Leonardsson (2004). "Prey–predator size-dependent functional response: derivation and rescaling to the real world". In: *Journal of Animal Ecology* 73.2, pp. 239–252.
- Arditi, R. et al. (2004). "Does mutual interference always stabilize predator-prey dynamics? A comparison of models". In: *Comptes Rendus Biologies* 327, pp. 1037–1057.
- Banavar, Jayanth R, Amos Maritan, and Andrea Rinaldo (1999). "Size and form in efficient transportation networks". In: *Nature* 399.6732, pp. 130–132.
- Bascompte, J. and C. J. Melian (2005). "Simple trophic modules for complex food webs". In: *Ecology* 86, pp. 2868–2873.
- Bate, Andrew M and Frank M Hilker (2012). "Rabbits protecting birds: Hypopredation and limitations of hyperpredation". In: *Journal of theoretical biology* 297, pp. 103–115.
- Bazykin, A. (1998). *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. River Edge, NJ: World Scientific.
- Beddington, R. (1975). "Mutual interference between parasites or predators and its effects on searching efficiency". In: *Journal of Animal Ecology* 44, pp. 331–340.
- Beverton, Raymond JH and Sidney J Holt (1957). *On the dynamics of exploited fish populations (Fisheries Investigations, Ser. 2, Vol. 19)*. Vol. 11. UK Ministry of Agriculture and Fisheries.
- Braun, J. (2012). *Analyse der Dynamik von Räuber-Beute-Systemen mit Dichtebeschränkung als Konkurrenz*. Bachelorthesis, TU Darmstadt.
- Brown, J. H. et al. (2004). "Toward a metabolic theory of ecology". In: *Ecology* 85, pp. 1771–1789.
- Cass, A.J. and C.C. Wood (1994). "Evaluation of the depensatory fishing hypothesis as an explanation for population cycles in Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)". In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51.8, pp. 1839–1854.
- Cohen, B. (2012). *The Uncertain Future of Fraser River Sockeye*. Public Works and Government Services Canada.
- De Angelis, D.L. (1975). "Stability and connectance in food web models". In: *Ecology*, pp. 238–243.
- Diewert, R.E. and M.A. Henderson (1992). *The Effect of Competition and Predation on Production of Juvenile Sockeye Salmon (Oncorhynchus Nerka) in Pitt Lake*. Tech. rep. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1797.
- Doedel, E.J. and B.E. Oldeman (2007). *AUTO - Software for continuation and bifurcation problems in ordinary differential equations*.
- Drossel, Barbara and Alan J. McKane (2005). "Modelling food webs, in Handbook of Graphs and Networks: From the Genome to the Internet". In: ed. by S. Bornholdt and H. G. Schuster. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim. Chap. 10. DOI: 10.1002/3527602755.ch10.
- Farrell, A. P. et al. (2008). "Pacific Salmon in Hot Water: Applying Aerobic Scope Models and Biotelemetry to Predict the Success of Spawning Migrations". In: *Physiological and Biochemical Zoology* 81, pp. 697–709.

- Fertig, F. (2011). *Der Einfluss von Stadienstruktur auf die Populationsdynamik der Sockeye Lachse*. Masterthesis, TU Darmstadt.
- Gende, Scott M et al. (2002). “Pacific Salmon in Aquatic and Terrestrial Ecosystems”. In: *BioScience* 52.10, pp. 917–928.
- Godfray, H. C. J. and M. P. Hassel (1989). “Discrete and Continuous Insect Populations in Tropical Environments”. In: *J. Anim. Ecol.* 58, pp. 153–174.
- GSL (1996). *GNU Scientific Library*. URL: www.gnu.org/software/gsl/.
- Guill, C. (2010). “Dynamik alters- und stadienstrukturierter Populationen”. PhD thesis. Technische Universität Darmstadt.
- Guill, C., E. Carmack, and B. Drossel (2014). “Exploring cyclic dominance of sockeye salmon with a predator-prey model”. In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71(7), pp. 959–972.
- Guill, C. et al. (2011a). “A three-species model explaining cyclic dominance of Pacific salmon”. In: *Journal of Theoretical Biology* 276, pp. 16–21.
- Guill, C. et al. (2011b). “Coexisting patterns of population oscillations: The degenerate Neimark-Sacker bifurcation as a generic mechanism”. In: *Phys. Rev. E* 83, p. 021910.
- Gurney, W.S.C. and R.M. Nisbet (1985). “Fluctuation periodicity, generation separation, and the expression of larval competition”. In: *Theoretical Population Biology* 28, pp. 150–180.
- Heckmann, L. et al. (2012). “Interactive effects of body-size structure and adaptive foraging on food-web stability”. In: *Ecology Letters* 15, 243–250.
- Henderson, M.A. et al. (1991). *The Carrying Capacity of Pitt Lake for Juvenile Sockeye Salmon (Oncorhynchus Nerka)*. Tech. rep. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1797.
- Heuser, Harro (2009). *Gewöhnliche Differentialgleichungen: Einführung in Lehre und Gebrauch*. Springer.
- Hof, B. (2013). *Fischerei an einem Räuber-Beute-Modell für wandernde Rotlachse aus dem Fraser River, British Columbia*. Bachelorthesis, TU Darmstadt.
- Holling, C.S. (1959). “Some characteristics of simple types of predation and parasitism”. In: *The Canadian Entomologist* 91.07, pp. 385–398.
- Holt, R.D. (1977). “Predation, apparent competition, and the structure of prey communities”. In: *Theoretical population biology* 12.2, pp. 197–229.
- (1997). *Community modules, pages 333–349 in A.C. Gange and V.K. Brown, eds. Multitrophic Interactions in Terrestrial Ecosystems, 36th Symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Science.
- Holt, R.D., J. Grover, and D. Tilman (1994a). “Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition”. In: *American Naturalist* 144, pp. 741–771.
- Holt, R.D. and J.H. Lawton (1994b). “The ecological consequences of shared natural enemies”. In: *Annual review of Ecology and Systematics* 25, pp. 495–520.
- Hume, J., K. Shortreed, and K. Morton (1996). “Juvenile sockeye rearing capacity of three lakes in the Fraser River system”. In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, pp. 719–733.
- Hume, J., K. Shortreed, and T. Whitehouse (2005). *Sockeye fry, smolt, and nursery lake monitoring of Quesnel and Shuswap lakes in 2004*. Available at http://www.unbc.ca/qrrc/historical_research.htm
- Hyatt, Kim D. et al. (2011). “Density-Dependent Growth in Juvenile Sockeye Salmon (*Oncorhynchus Nerka*)”. In: *The Open Fish Science Journal* 4, pp. 49–61.

- Kalinkat, Gregor et al. (2013). “Body masses, functional responses and predator–prey stability”. In: *Ecology letters* 16.9, pp. 1126–1134.
- Kleiber, M. (1932). “Body size and metabolism”. In: *Hilgardia* 6, pp. 315–332.
- Kolokotronis, Tom, Eric J Van Savage, and Walter Fontana (2010). “Curvature in metabolic scaling”. In: *Nature* 464.7289, pp. 753–756.
- Kondoh, Michio (2003). “Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability”. In: *Science* 299.5611, pp. 1388–1391.
- Krauß, A. (2014). *Frequenzanalyse von Zeitreihen eines Räuber-Beute-Modells für kanadische Rotlachse mit Hilfe der diskreten Fourier-Transformation*. Bachelorthesis, TU Darmstadt.
- Kusnetsov, Yu. A. (2004). *Elements of Applied Bifurcation Theory*. 3rd ed. Springer.
- Kusnetsov, Yu. A., O. de Feo, and S. Rinaldi (2001). “Belyakov homoclinic bifurcation in a tritrophic food chain model”. In: *SIAM J. Appl. Math.* 62, pp. 462–487.
- Kuznetsov, Yu. A. (2006). “Saddle-node bifurcation”. In: *Scholarpedia* 1.10. revision 91738, p. 1859.
- Larkin, P. A. (1971). “Simulation studies of the Adams River sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*”. In: *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 18, pp. 1493–1502.
- Levi, Taal et al. (2012). “Using grizzly bears to assess harvest-ecosystem tradeoffs in salmon fisheries”. In: *PLoS biology* 10.4, e1001303.
- Levy, D. A. and C. C. Wood (1992). “Review of proposed mechanisms for sockeye salmon population cycles in the Fraser River”. In: *Bull.Math.Biol.* 54, 241—261.
- Lotka, Alfred J (1925). *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins Company, Baltimore.
- McCann, K.S. (May 2000). “The diversity-stability debate”. In: *Nature* 405.6783, pp. 228–233. ISSN: 0028-0836.
- McCann, K.S., A. Hastings, and G. R. Huxel (Oct. 1998). “Weak trophic interactions and the balance of nature”. In: *Nature* 395.6704, pp. 794–798. ISSN: 0028-0836.
- Murdoch, W. W. et al. (2002). “Single-species models for many-species food webs”. In: *Nature* 417, pp. 541–543.
- Myers, R. A. et al. (1995). “Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels”. In: *Science* 269, pp. 1106–1108. DOI: 10.1126/science.269.5227.1106.
- Myers, R. A. et al. (1997). “Estimating delayed density-dependent mortality in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): a meta-analytic approach”. In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54.10, pp. 2449–2462.
- Myers, R. A. et al. (1998). “Simple dynamics underlie sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) cycles”. In: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, pp. 2355–2364.
- Pauley, G.B., R. Risher, and G.L. Thomas (1989). “Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest)–sockeye salmon”. In: *U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 82(11.116). U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 22 pp.
- Rall, B. C., C. Guill, and U. Brose (2008). “Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment”. In: *Oikos* 117, pp. 202–213.
- Rall, B. C. et al. (2012). “Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates”. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367.1605, pp. 2923–2934.
- Ricker, W. E. (1950). “Cycle dominance among the Fraser sockeye”. In: *Ecology* 31, pp. 6–26.
- Rosenzweig, M.L. and R.H. MacArthur (1963). “Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions”. In: *American Naturalist* 97, pp. 209–225.

- Rounsefell, G. A. and G. B. Kelez (1938). "The salmon and salmon fisheries of Swiftsure Bank, Puget Sound, and the Fraser River". In: *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 49, pp. 692–823.
- Savage, Van M et al. (2004). "The predominance of quarter-power scaling in biology". In: *Functional Ecology* 18.2, pp. 257–282.
- Schmitt, C. K. (2011). *Der Einfluss von Rauschen und einer konkurrierenden Spezies auf die Populationsdynamik pazifischer Sockeye Lachse*. Masterthesis, TU Darmstadt.
- Schmitt, C. K., C. Guill, and B. Drossel (2012). "The robustness of cyclic dominance under random fluctuations". In: *Journal of Theoretical Biology* 308, pp. 79–87. ISSN: 0022-5193.
- Schmitt, C. K. et al. (2014a). "Effect of introducing a competitor on cyclic dominance of sockeye salmon". In: *Journal of Theoretical Biology* 360, pp. 13–20.
- Schmitt, C. K. et al. (2014b). "The effect of predator limitation on the dynamics of simple food chains". In: *Theoretical Ecology* 7 (2), pp. 115–125.
- Schulz, S. (2011). *Auswirkung der Form des Konkurrenzterms auf die Dynamik von Räuber-Beute Systemen*. Bachelorthesis, TU Darmstadt.
- Sebastian, D. et al. (2003). *Summary of Quesnel Lake kokanee and rainbow trout biology with reference to sockeye salmon*. Stock Management Report No. 17. Ministry of Water, Land, and Air Protection, Province of British Columbia.
- Skalski, G.T. and J.F. Gilliam (2001). "Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model". In: *Ecology* 82.11, pp. 3083–3092.
- Stephens, David W (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Torrence, Christopher and Gilbert P. Compo (1998). "A Practical Guide to Wavelet Analysis". In: *Bulletin of the American Meteorological Society* 79.1, 61–78.
- Volterra, V. (1926). "Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together [Reprint and translation into English. (1928)]". In: *ICES J. Mar. Sci.* 3, 3–51. DOI: 10.1093/icesjms/3.1.3.
- Voorn, G. A. van et al. (2008). "Stabilization due to predator interference: comparison of different analysis approaches". In: *Math. Biosci. Eng.* 5, pp. 567–83.
- Walters, C.J. and M.J. Staley (1987). "Evidence against the existence of cyclic dominance in Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)". In: *In: Sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) population biology and future management. Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences* 96, pp. 375–384.
- Ward, Frederick James and Peter Anthony Larkin (1964). *Cyclic dominance in Adams River sockeye salmon*. International Pacific Salmon Fisheries Commission.
- West, Geoffrey B, James H Brown, and Brian J Enquist (1997). "A general model for the origin of allometric scaling laws in biology". In: *Science* 276.5309, pp. 122–126.
- White, James Wilson et al. (2014). "Stochastic models reveal conditions for cyclic dominance in sockeye salmon populations". In: *Ecological Monographs* 84, pp. 69–90. DOI: 10.1890/12-1796.1.
- Wildner, C. (2014). *Untersuchung der Populationsdynamik kanadischer Rotlachse mittels Wavelet-Analyse*. Bachelorthesis, TU Darmstadt.
- Worden, L. et al. (2010). "Frequency responses of age-structured populations: Pacific salmon as an example". In: *Theoretical Population Biology* 78, 239–249.
- Yodzis, P. and S. Innes (1992). "Body Size and Consumer-Resource Dynamics". In: *The American Naturalist* 139, pp. 1151–1175.

Danksagung

Vor allem danke ich natürlich meiner Doktormutter – oder heißt es vielleicht Doktorvaterin? – Barbara Drossel für das spannende Thema. Zwar schauen Leute immer ein wenig überrascht, wenn ich ihnen erzähle, dass es in meiner Promotion um Lachse geht. Aber dafür sind sie dann auch tatsächlich daran interessiert. Auch die Betreuung hätte ich mir nicht besser wünschen können.

Wesentlich vorangebracht wurde meine Forschung nicht nur von Barbara, sondern auch durch Diskussionen mit Christian Guill, Wolfram Just und Eddy Carmack (und einigen anderen Kanadiern, die ich hier nicht namentlich erwähne). Und naja, ich muss ehrlicherweise zugeben, dass ein großer Teil der Arbeit auch von meinem Masterstudent Fabian Fertig und meinen Bachelors geleistet wurde. Ich danke ihnen daher für Fleiß, Ideen, Diskussionen und Inspiration. In zeitlicher Reihenfolge: Florian Seck, Ruomin Hu, Jonas Braun, Julian Geske, Barbara Hof, Christian Wildner und Alexander Krauß. Außerdem Stefan Schulz, den hab ich zwar nur ein wenig mitbetreut, aber die Ergebnisse seiner Bachelorarbeit flossen hier trotzdem ein.

Beim Überarbeiten ist mir aufgefallen, dass es eigentlich ganz schön viel Arbeit ist, so eine Doktorarbeit genau durchzulesen. Daher möchte ich Kay Hamacher für die Übernahme des Zweitgutachtens danken.

Auch meine fleißigen Korrekturleser will ich an dieser Stelle erwähnen. Mein Papa Klaus Schmitt hat fast die ganze Arbeit gelesen, und mein Kollege Philipp Gramlich nicht viel weniger. Alisa Fraefel, Anika Assfalg und Christian Wildner haben sich noch sehr kurzfristig bereit erklärt, Teile meiner Arbeit durchzusehen. Ich wurde auch (zu Recht!) darauf hingewiesen, dass ich das eigentlich von niemandem erwarten kann. Daher gilt euch allen mein ganz besonderer Dank, echt toll dass ihr euch die Zeit dafür genommen habt!

Tja, ich denke das wars so im Wesentlichen. Abschließend danke ich all meinen Kollegen aus der Arbeitsgruppe Drossel für das angenehme Arbeitsklima. Zwar sind die Fenster undicht (blöder Denkmalschutz), aber dafür sind die Leute nett.

Lebenslauf

von Christoph Klaus Schmitt, geboren am 01. Dezember 1986 in Saarbrücken

1997–2006: Spessart Gymnasium Alzenau, Abitur

2006–2009: Technische Universität Darmstadt, Studiengang Physik (B.Sc.)

2009–2011: Technische Universität Darmstadt, Studiengang Physik (M.Sc.)

2011–2015: Technische Universität Darmstadt, Promotion Physik

Publikationsliste

Während meiner Zeit als Doktorand wurden folgende Artikel in Fachjournalen veröffentlicht:

Schmitt, C. K., C. Guill, and B. Drossel (2012). “The robustness of cyclic dominance under random fluctuations”. In: *Journal of Theoretical Biology* 308, pp. 79–87. ISSN: 0022-5193.

Schmitt, C. K. et al. (2014a). “Effect of introducing a competitor on cyclic dominance of sockeye salmon”. In: *Journal of Theoretical Biology* 360, pp. 13–20.

Schmitt, C. K. et al. (2014b). “The effect of predator limitation on the dynamics of simple food chains”. In: *Theoretical Ecology* 7 (2), pp. 115–125.



Erklärung zur Dissertation

Hiermit versichere ich, die vorliegende Dissertation ohne Hilfe Dritter nur mit den angegebenen Quellen und Hilfsmitteln angefertigt zu haben. Alle Stellen, die aus Quellen entnommen wurden, sind als solche kenntlich gemacht. Diese Arbeit hat in gleicher oder ähnlicher Form noch keiner Prüfungsbehörde vorgelegen.

Darmstadt, den 7. April 2015

(Christoph Schmitt)